Matematica dell'ambiente e delle risorse naturali

Sommario

Matematica dell'ambiente e delle risorse naturali 1
Parte I: Fondamenti Matematici e Filosofici della Modellizzazione Ambientale 9
Prologo: L'Ontologia Matematica della Natura 9
Capitolo Primo: La Struttura Matematica dei Sistemi Dinamici Ecologici 9
Sezione 1.1: Fondamenti della Teoria dei Sistemi Dinamici Continui 9
Sezione 1.2: Il Modello Logistico e la Capacità Portante 10
Sezione 1.3: Analisi di Stabilità degli Equilibri 12
Sezione 1.4: Generalizzazioni e Modelli a Crescita Generalizzata 13
Sezione 1.5: Classificazione delle Biforcazioni a un Parametro nei Modelli a Popolazione Singola 14
La Biforcazione Transcritica: Scambio di Stabilità 14
La Biforcazione Sella-Nodo: Comparsa e Collisione di Equilibri 14
Capitolo Secondo: Dinamiche di Popolazioni Interagenti 16
Sezione 2.1: Il Sistema Preda-Predatore di Lotka-Volterra 16
Sezione 2.2: Integrali Primi e Soluzioni Periodiche 17
Sezione 2.3: Estensioni Realistiche: Capacità Portante e Risposta Funzionale 18
Sezione 2.4: Risposta Funzionale di Tipo III e Predatory Switching: Effetti Stabilizzanti 19
Forma Sigmoide e Interpretazione Comportamentale 19
Effetto Stabilizzante sull'Equilibrio a Bassa Densità 20
Predatory Switching in Sistemi Multi-Preda 20
Capitolo Terzo: Competizione Interspecifica e Coesistenza 21
Sezione 3.1: Il Modello di Lotka-Volterra per la Competizione 21
Sezione 3.2: Il Principio di Esclusione Competitiva 22
Sezione 3.3: Competizione in Ambienti Eterogenei 23
Sezione 3.4: Coesistenza Moderna: il Framework delle Differenze di Nicchia e di Fitness 23
Riformulazione della Condizione di Coesistenza 24
Meccanismi di Stabilizzazione e di Equalizzazione 24
Parte II: Dinamica delle Risorse Naturali e Modelli Bioeconomici 25
Capitolo Quarto: Teoria Matematica dello Sfruttamento delle Risorse 25
Sezione 4.1: Il Modello di Gordon-Schaefer per la Pesca 25
Sezione 4.2: Analisi Economica: Profitto e Equilibrio Bioeconomico 27
Sezione 4.3: Gestione Ottimale e Teoria del Controllo 27
Sezione 4.4: Teoria dei Giochi e Tragedia dei Beni Comuni 29
Sezione 4.5: Incertezza Strutturale e Regole di Controllo della Raccolta (Harvest Control Rules) 30
Regole di Controllo della Raccolta a Retroazione 30
Valutazione della Strategia di Gestione (Management Strategy Evaluation) 31
Capitolo Quinto: Modelli di Diffusione e Pattern Spaziali 32
Sezione 5.1: Equazioni di Reazione-Diffusione 32
Sezione 5.2: Analisi delle Onde Viaggianti 32

Sezione 5.3: Instabilità di Turing e Formazione di Pattern 34
Sezione 5.4: Selezione del Pattern: Analisi Debolmente Non Lineare ed Equazione di Ampiezza 35
L'Equazione di Ampiezza vicino alla Soglia di Turing 35
Interazioni Risonanti in Due Dimensioni: Macchie contro Strisce 36
Parte III: Metapopolazioni, Stocasticità e Dinamica dell'Estinzione 37
Capitolo Sesto: Teoria delle Metapopolazioni 37
Sezione 6.1: Il Modello Classico di Levins 37
Sezione 6.2: Modelli Strutturati: Metapopolazioni con Eterogeneità Spaziale 38
Sezione 6.3: Modelli Spazialmente Espliciti e Automi Cellulari 39
Sezione 6.4: L'Effetto Soccorso e il Modello a Connettività Esplicita di Hanski 40
Formalizzazione: Connettività, Colonizzazione ed Estinzione Dipendenti dall'Area 40
Un Sistema a Due Patches: Soluzione Analitica 40
La Capacità di Metapopolazione di Hanski-Ovaskainen 41
Capitolo Settimo: Dinamica Stocastica e Processi di Estinzione 42
Sezione 7.1: Modelli Stocastici di Nascita e Morte 42
Sezione 7.2: Momenti e Approssimazione Diffusiva 42
Sezione 7.3: Tempo di Estinzione e Teoria del First Passage 43
Sezione 7.4: Stocasticità Ambientale e Modello di Moran 44
Sezione 7.5: Il Vortice di Estinzione: Sinergie tra Stocasticità Demografica, Ambientale e Genetica 45
La Componente Genetica: Depressione da Consanguineità e Dimensione Effettiva 45
Formalizzazione del Vortice come Retroazione tra Fitness e Dimensione 46
Capitolo Ottavo: Cambiamento Climatico e Dinamica dei Range 47
Sezione 8.1: Modelli di Nicchia Climatica 47
Sezione 8.2: Tracking Climatico e Velocità di Migrazione 48
Sezione 8.3: Estinzioni Climatiche e Debito di Estinzione 48
Sezione 8.4: Velocità Topografica del Clima e Rifugi Microclimatici 49
Sezione 8.5: Salvataggio Evolutivo contro Migrazione: la Soglia Critica del Tasso di Cambiamento Ambientale 50
L'Equazione del Breeder e il Ritardo Adattativo 50
Parte IV: Networks Ecologici, Reti Trofiche e Stabilità degli Ecosistemi 51
Capitolo Nono: Teoria dei Grafi Applicata alle Reti Ecologiche 51
Sezione 9.1: Fondamenti della Teoria dei Networks Trofici 51
Sezione 9.2: Livelli Trofici e Posizione nella Rete 52
Sezione 9.3: Cascate Trofiche e Effetti Top-Down/Bottom-Up 53
Sezione 9.4: Stabilità e Complessità: Il Dibattito May-Allesina 53
Sezione 9.5: Motivi di Rete e la Distribuzione delle Forze di Interazione: Oltre il Criterio di May 55
Motivi di Rete a Tre Nodi 55
La Stabilizzazione tramite Interazioni Deboli 55
Capitolo Decimo: Mutualismo, Simbiosi e Cooperazione 56
Sezione 10.1: Modelli Matematici di Mutualismo 56
Sezione 10.2: Networks di Mutualismo: Piante e Impollinatori 57
Sezione 10.3: Teoria dei Giochi Evolutivi e Cooperazione 58
Sezione 10.4: Reciprocità Spaziale e la Regola $b/c > k$ per l'Evoluzione della Cooperazione 59
Il Modello a Grafo Regolare con Aggiornamento Death-Birth 59
Interpretazione: Reciprocità di Rete come Sostituto della Parentela 60
Capitolo Undicesimo: Biodiversità e Funzionamento degli Ecosistemi 61

Sezione 11.1: Relazioni Biodiversità-Funzionalità: Modelli Teorici 61
Sezione 11.2: Indici di Diversità e Loro Fondamenti Matematici 62
Sezione 11.3: Partizione della Diversità: Alfa, Beta, Gamma 62
Sezione 11.4: L'Ipotesi Assicurativa: Diversità, Stabilità e l'Effetto Portafoglio 63
Sezione 11.5: Diversità Funzionale, Ridondanza e Diversità di Risposta 64
Indici di Diversità Funzionale 64
Ridondanza Funzionale e Diversità di Risposta 65
Parte V: Cicli Biogeochimici, Dinamica del Carbonio e Modelli Climatici Integrati 66
Capitolo Dodicesimo: Matematica dei Cicli Biogeochimici 66
Sezione 12.1: Fondamenti della Modellizzazione Compartimental 66
Sezione 12.2: Analisi dello Stato Stazionario e Tempo di Residenza 67
Sezione 12.3: Il Ciclo Globale del Carbonio: Struttura del Modello 67
Sezione 12.4: Sistema dei Carbonati e Chimica dell'Oceano 68
Sezione 12.5: Spettri di Età nei Sistemi Compartimentali e il Fattore Tampone di Revelle 69
Lo Spettro di Età e la Funzione di Trasferimento 69
Il Fattore Tampone di Revelle e la Saturazione del Pozzo Oceanico 70
Capitolo Tredicesimo: Modelli di Bilancio Energetico e Dinamica Climatica 71
Sezione 13.1: Modello di Bilancio Energetico Zero-Dimensionale 71
Sezione 13.2: Effetto Serra e Forzante Radiativo 71
Sezione 13.3: Dinamica Temporale e Capacità Termica 72
Sezione 13.4: Retroazioni (Feedbacks) Climatici 73
Sezione 13.5: Il Modello a Due Strati Oceanici e il Divario tra Sensibilità Climatica Transitoria ed Equilibrio 74
Formalizzazione del Modello a Due Strati (Two-Box Energy Balance Model) 74
Soluzione a Due Modi Esponenziali 75
Capitolo Quattordicesimo: Modelli di Valutazione Integrata (IAM) 76
Sezione 14.1: Struttura dei Modelli IAM 76
Sezione 14.2: Ottimizzazione Intertemporale e Social Discount Rate 77
Sezione 14.3: Carbon Pricing e Tassa Ottimale sul Carbonio 78
Sezione 14.4: Incertezza e Analisi di Scenario 78
Sezione 14.5: Rischio di Coda Profondo e il Teorema Dismale di Weitzman 79
Codaimento Indotto dall'Apprendimento Bayesiano su Varianza Incerta 79
Divergenza dell'Utilità Attesa Marginale 80
Parte VI: Modelli Stocastici Avanzati, Teoria dell'Informazione ed Episteme Ecologica 81
Capitolo Quindicesimo: Processi Stocastici Complessi e Dinamica Non-Markoviana 81
Sezione 15.1: Processi di Lévy e Distribuzioni Fat-Tailed 81
Sezione 15.2: Memoria e Processi Frazionari 82
Sezione 15.3: Modelli Stocastici Strutturati per Età e Stadio 83
Sezione 15.4: Stima dei Parametri e Inferenza Statistica per Processi a Memoria Lunga 83
Analisi R/S e Stima dell'Esponente di Hurst 84
Detrended Fluctuation Analysis 84
Stima dell'Indice di Coda tramite lo Stimatore di Hill 84
Capitolo Sedicesimo: Teoria dell'Informazione in Ecologia 85
Sezione 16.1: Entropia di Shannon e Complessità Ecologica 86
Sezione 16.2: Informazione Mutua e Interazioni tra Specie 86
Sezione 16.3: Massima Entropia e Inferenza Ecologica 87
Sezione 16.4: Inferenza Bayesiana e Modelli Gerarchici 88
Sezione 16.5: Divergenza di Kullback-Leibler, Entropia di Trasferimento e Direzionalità Causale 89

Divergenza di Kullback-Leibler come Generalizzazione dell'Entropia 89
Entropia di Trasferimento: Informazione Mutua Direzionale 89
Capitolo Diciassettesimo: Rilevamento Imperfetto e Modelli Occupancy 91
Sezione 17.1: Il Problema del Rilevamento Imperfetto 91
Sezione 17.2: Covariati e Modelli Dinamici di Occupancy 91
Sezione 17.3: N-Mixture Models per Abbondanza 92
Sezione 17.4: Selezione del Modello e Occupancy Multi-Specie 93
Sezione 17.5: Design del Campionamento, Potenza Statistica e Modelli con Falsi Positivi 94
Allocazione Ottimale dello Sforzo di Campionamento 94
Rilevamento Imperfetto con Falsi Positivi 94
Capitolo Diciottesimo: Riflessioni Epistemologiche e Filosofiche 95
Sezione 18.1: Il Problema della Rappresentazione Matematica della Natura 95
Sezione 18.2: Riduzionismo vs Emergenza nei Sistemi Ecologici 96
Sezione 18.3: Limiti della Prevedibilità e Caos Deterministico 96
Sezione 18.4: Etica della Modellizzazione e Responsabilità Scientifica 97
Sezione 18.5: Verso una Sintesi: Matematica come Linguaggio dell'Ecologia 98
Sezione 18.6: Sottodeterminazione, Pluralismo dei Modelli e la Disciplina del Dato 99
La Tesi di Duhem-Quine Applicata alla Modellistica Ecologica 99
Pluralismo dei Modelli come Risposta Metodologica 99
PARTE VII: Sistemi Dinamici Non Lineari Avanzati e Teoria delle Biforcazioni in Ecologia 100
Capitolo Diciannovesimo: Teoria Matematica delle Biforcazioni nei Sistemi Ecologici 100
Sezione 19.1: Fondamenti Matematici della Teoria delle Biforcazioni e Cambiamenti Qualitativi nella Dinamica 100
Sezione 19.2: Biforcazione Saddle-Node: Creazione e Annichilazione di Equilibri 101
Sezione 19.3: Interpretazione Ecologica e il Modello dell'Effetto Allee con Biforcazione Saddle-Node 104
Sezione 19.4: Biforcazione di Hopf e l'Emergenza di Oscillazioni Periodiche 105
Sezione 19.5: Esempio Dettagliato: Biforcazione di Hopf nel Modello Preda-Predatore di Rosenzweig-MacArthur 106
Capitolo Ventesimo: Caos Deterministico e Dinamiche Complesse in Ecologia 109
Sezione 20.1: Introduzione al Caos: Sensibilità alle Condizioni Iniziali e Orizzonti di Prevedibilità 109
Sezione 20.2: La Mappa Logistica: Un Laboratorio per il Caos Discreto 110
Sezione 20.3: Applicazioni Ecologiche: Evidenza di Caos in Popolazioni Naturali 112
Sezione 20.4: Geometria degli Attrattori Strani e la Dimensione Frattale 113
Sezione 20.5: L'Attrattore di Lorenz: Analisi Matematica Dettagliata 115
Sezione 20.6: Applicazione Ecologica: Il Sistema di Hastings-Powell per le Catene Trofiche 117
Sezione 21.1: Fondamenti della Meccanica Hamiltoniana Applicata ai Sistemi Ecologici 117
Cambio di variabili 118
Hamiltoniana 118
Verifica 118
Integrale primo 118
Sezione 21.2: Teoria KAM e Persistenza dei Tori Invarianti 118
Sezione 21.3: Risonanze e Zone Caotiche 119
PARTE VIII: Equazioni Differenziali Parziali Stocastiche e Processi Spaziotemporali Aleatori 120
Capitolo Ventiduesimo: Fondamenti Matematici delle SPDE in Ecologia 120
Sezione 22.1: Dalla Stocasticità Temporale alla Stocasticità Spaziotemporale 120
Sezione 22.2: Soluzioni Deboli e Teoria di Markov per SPDE 121
Sezione 22.3: Analisi Spettrale e Decomposizione in Modi Normali 122

Sezione 22.4: Esponenti Critici e Scaling Dinamico 123
Capitolo Ventitreesimo: Fronti Stocastici e Invasioni Biologiche 124
Sezione 23.1: Fronti di Propagazione in Presenza di Rumore 124
Sezione 23.2: Rugosità dei Fronti Stocastici e Classi di Universalità di Kardar-Parisi-Zhang 125
La Classe di Universalità di Kardar-Parisi-Zhang (KPZ) 127
Derivazione dell'Equazione KPZ per Fronti di Invasione Ecologica 127
Esponenti di Scaling della Classe KPZ 128
Conseguenze per la Prevedibilità delle Invasioni Biologiche 128
Sezione 23.3: Fronti Stocastici in Ambienti Eterogenei: Oltre l'Equazione KPZ Standard 129
Fronti in Presenza di Barriere: Il Problema dell'Attraversamento 129
Localizzazione del Fronte in Potenziali Casuali 130
Sezione 23.4: Dinamica Stocastica di Fronti Bidimensionali: Forme Complesse e Pattern Spaziali 131
Instabilità Morfologiche: Dita di Invasione e Pattern di Mullins-Sekerka 132
Capitolo Ventiquattresimo: Teoria delle Transizioni di Fase e Fenomeni Critici in Ecosistemi 132
Sezione 24.1: Transizioni di Fase di Primo e Secondo Ordine in Modelli Ecologici 132
Esempio Paradigmatico: Eutrofizzazione di Laghi come Transizione di Primo Ordine 133
Parametro d'Ordine e Potenziale Termodinamico 134
Fenomenologia delle Transizioni di Secondo Ordine: Percolazione Ecologica 135
Universalità e Classi di Universalità 135
Sezione 24.2: Teoria del Campo Medio e Approssimazioni Analitiche per Transizioni di Fase Ecologiche 136
Sezione 24.3: Segnali Premonitori di Transizioni Critiche: Early Warning Signals 137
Limitazioni e Sfide Pratiche degli Early Warning Signals 139
Sezione 24.4: Isteresi e Resilienza: della Stabilità degli Stati Alternativi 139
Esempio Quantitativo: Paesaggio Potenziale per il Modello di Eutrofizzazione 140
Capitolo Venticinquesimo: Sistemi Adattativi Complessi e Dinamica Eco-Evolutiva 141
Sezione 25.1: Fondamenti Matematici della Dinamica Eco-Evolutiva 141
Derivazione dell'Equazione del Gradiente Adattativo 142
Equilibri Eco-Evolutivi e Stabilità 143
25.2.1 Fondamenti Teorici della Coevoluzione Antagonista 143
25.2.2 Forma Funzionale del Tasso di Cattura e Matching Alleles 145
25.2.3 Analisi degli Equilibri Coevolutivi: Condizioni di Stazionarietà 146
25.2.4 Stabilità dell'Equilibrio Coevolutivo: Analisi Linearizzata 148
25.2.5 Dinamiche Cicliche e la Spirale Coevolutiva della Regina Rossa 150
25.2.6 Coevoluzione con Ritardo Temporale: Equazioni Differenziali Ritardate 153
25.3.1 Modelli Matematici di Speciazione Simpatrica 154
25.3.2 Analisi di Stabilità della Distribuzione Unimodale 155
25.3.3 Accoppiamento Assortativo e Consolidamento della Speciazione 156
25.4.1 Modelli Stocastici di Speciazione ed Estinzione: Processi di Nascita-Morte su Alberi Filogenetici 157
25.4.2 Funzione Generatrice e Probabilità di Estinzione della Clade 158
25.4.3 Tempo di Attesa tra Speciazioni: Distribuzione degli Intervalli 159
25.4.4 Stima dei Tassi da Filogenesi Osservate: Il Problema dei Lineages-Through-Time 159
25.5.1 Equazione di Lande per l'Evoluzione di Vettori di Tratti 160
25.5.2 Vincoli Genetici e Linee di Minima Resistenza Evolutiva 161
25.5.3 Superficie Adattativa e Paesaggio di Fitness Multidimensionale 161
25.5.4 Stasi Evolutiva e Architettura Genetica 162
25.6.1 Il Paradosso delle Scale Temporali: Quando l'Evoluzione è Rapida quanto l'Ecologia 162
25.6.2 Formalizzazione Matematica dei Feedbacks: Sistemi Accoppiati Veloci-Lenti 163

25.6.3 Esempio Paradigmatico: Evoluzione della Difesa e Cicli Eco-Evolutivi 164
25.6.4 Criteri Quantitativi per Rilevare Feedbacks Eco-Evolutivi Significativi 167
25.7.1 Norme di Reazione e Spazi Fenotipici Multidimensionali 168
25.7.2 Evoluzione della Plasticità: Quando la Plasticità è Adattativa? 168
25.7.3 Costi della Plasticità e Limiti Evolutivi 169
25.7.4 Accomodamento Genetico (Genetic Accommodation) e Assimilazione Genetica 170
25.8.1 Modelli Matematici di Reti di Regolazione Genica 171
25.8.2 Attrattori nella Dinamica delle Reti Geniche come Stati Cellulari 172
25.8.3 Robustezza e Canalizzazione: Buffering Fenotipico contro Perturbazioni 173
25.8.4 Moduli Sviluppali e Evoluzione Modulare 173
Sezione 25.9: Questioni Epistemologiche nella Modellizzazione Eco-Evolutiva 174
25.9.1 Il Problema della Riduzione: Può la Biologia Evolutiva Essere Completamente Matematizzata? 174
25.9.2 Prevedibilità dell'Evoluzione: Determinismo, Stocasticità e Contingenza 175
25.9.3 Il Ruolo della Matematica nella Scoperta vs. Giustificazione 176
25.9.4 Limiti della Rappresentazione Matematica: Qualità Emergenti e Olismo 177
25.10.1 Responsabilità Umana nell'Antropocene: Agenti Evolutivi Consapevoli 178
25.10.2 Il Valore della Biodiversità: Prospettive Antropocentriche, Biocentriche, e Ecocentriche 179
25.10.3 Giustizia Intergenerazionale e l'Orizzonte Temporale Evolutivo 180
Sezione 25.11: Sintesi Finale e Prospettive Future 181
25.11.1 Integrazione dei Paradigmi: Verso una Teoria Unificata Eco-Evolutiva 181
25.11.2 Sfide Matematiche e Computazionali 182
25.11.3 Il Ruolo della Matematica nel Navigare la Crisi dell'Antropocene 182
Epilogo: Matematica, Ecologia e la Sfida Antropocenica 184
PARTE IX: Apparato Critico 184
Riferimenti Bibliografici 184
Parte I – Fondamenti Matematici e Filosofici della Modellizzazione Ambientale 184
Parte II – Dinamica delle Risorse Naturali e Modelli Bioeconomici 185
Parte III – Metapopolazioni, Stocasticità e Dinamica dell'Estinzione 185
Parte IV – Networks Ecologici, Reti Trofiche e Stabilità degli Ecosistemi 185
Parte V – Cicli Biogeochimici, Dinamica del Carbonio e Modelli Climatici Integrati 186
Parte VI – Processi Stocastici Avanzati, Teoria dell'Informazione ed Episteme Ecologica 186
Parte VII – Sistemi Dinamici Non Lineari Avanzati e Teoria delle Biforcazioni in Ecologia 186
Parte VIII – Equazioni Differenziali Parziali Stocastiche e Processi Spaziotemporali Aleatori 187

Parte I: Fondamenti Matematici e Filosofici della Modellizzazione Ambientale

Prologo: L'Ontologia Matematica della Natura

La matematica dell'ambiente rappresenta uno degli ambiti più complessi ed attuali dell'applicazione del pensiero quantitativo alla realtà fenomenica. Non si tratta semplicemente di applicare strumenti matematici preesistenti a problemi ecologici, ma piuttosto di sviluppare un linguaggio formale capace di catturare l'essenza dinamica, interconnessa e spesso non lineare dei sistemi naturali. La sfida epistemologica fondamentale risiede nel tentativo di descrivere mediante strutture discrete e simboliche una realtà intrinsecamente continua, fluida e caratterizzata da proprietà emergenti che sfuggono alla riduzione analitica.

La tradizione occidentale, almeno a partire da Galileo Galilei, ha concepito la natura come scritta nel linguaggio della matematica. Tuttavia, l'applicazione di questo principio ai sistemi ecologici richiede una riflessione profonda sulla natura stessa della rappresentazione matematica. Quando formuliamo un'equazione differenziale per descrivere la dinamica di una popolazione, stiamo compiendo un atto di astrazione che necessariamente elimina innumerevoli dettagli della realtà concreta. La questione filosofica centrale diventa quindi: quali caratteristiche essenziali del sistema naturale vengono preservate nella trasposizione matematica e quali vengono irrimediabilmente perse?

Capitolo Primo: La Struttura Matematica dei Sistemi Dinamici Ecologici

Sezione 1.1: Fondamenti della Teoria dei Sistemi Dinamici Continui

Consideriamo un sistema ecologico caratterizzato da una variabile di stato $x(t)$ che rappresenta, ad esempio, la densità di una popolazione in funzione del tempo t. La descrizione più elementare di tale sistema richiede la formulazione di un'equazione differenziale ordinaria che esprima il tasso di variazione della variabile di stato. Nella forma più generale, possiamo scrivere:

$$dx/dt = f(x, t, \theta)$$

dove f rappresenta una funzione che descrive la dinamica del sistema, θ è un vettore di parametri che caratterizzano le proprietà specifiche del sistema, e la dipendenza temporale può essere esplicita (sistemi non autonomi) o implicita attraverso la sola variabile di stato (sistemi autonomi).

La scelta della funzione f costituisce il momento cruciale della modellizzazione matematica. Per un sistema a popolazione singola, la forma più semplice è quella proposta da Thomas Robert Malthus nel suo celebre saggio del 1798, sebbene la formulazione matematica esplicita sia stata sviluppata successivamente. Il modello malthusiano assume che il tasso di crescita della popolazione sia proporzionale alla popolazione stessa:

$$dx/dt = r \cdot x$$

dove r rappresenta il tasso intrinseco di crescita. La soluzione analitica di questa equazione differenziale lineare del primo ordine si ottiene mediante separazione delle variabili. Procediamo formalmente:

$$dx/x = r \cdot dt$$

Integrando ambo i membri:

$$\int (1/x)dx = \int r \cdot dt$$

$$\ln|x| = r \cdot t + C$$

dove C è la costante di integrazione. Applicando l'esponenziale ad ambo i membri:

$x(t) = \exp(r \cdot t + C) = \exp(C) \cdot \exp(r \cdot t)$

Definendo la condizione iniziale $x(0) = x_0$, otteniamo $\exp(C) = x_0$, da cui la soluzione esplicita:

$x(t) = x_0 \cdot \exp(r \cdot t)$

Questa soluzione manifesta una crescita esponenziale illimitata per $r > 0$, una decrescita esponenziale per $r < 0$, e uno stato stazionario per $r = 0$. Dal punto di vista ecologico, la crescita malthusiana rappresenta una situazione ideale in cui le risorse sono illimitate e non esistono meccanismi di regolazione densità-dipendente. È evidente che tale modello, sebbene matematicamente elegante, risulta inadeguato per descrivere popolazioni reali su scale temporali prolungate.

Sezione 1.2: Il Modello Logistico e la Capacità Portante

La limitazione fondamentale del modello malthusiano venne superata da Pierre-François Verhulst nel 1838 attraverso l'introduzione del concetto di capacità portante (carrying capacity). Verhulst propose che il tasso di crescita della popolazione dovesse diminuire al crescere della densità, riflettendo la competizione intraspecifica per risorse limitate. L'equazione logistica si scrive:

$dx/dt = r \cdot x \cdot (1 - x/K)$

dove K rappresenta la capacità portante dell'ambiente, ovvero la dimensione massima della popolazione che l'ecosistema può sostenere indefinitamente date le risorse disponibili. Il termine $(1 - x/K)$ agisce come fattore di regolazione che riduce il tasso di crescita quando x si avvicina a K.

La risoluzione analitica dell'equazione logistica richiede una procedura più articolata rispetto al caso malthusiano. Procediamo mediante separazione delle variabili:

$dx/[x \cdot (1 - x/K)] = r \cdot dt$

Il termine a sinistra richiede una decomposizione in frazioni parziali. Cerchiamo costanti A e B tali che:

$1/[x \cdot (1 - x/K)] = A/x + B/(1 - x/K)$

Moltiplicando ambo i membri per $x \cdot (1 - x/K)$:

$1 = A \cdot (1 - x/K) + B \cdot x$

Ponendo $x = 0$: $1 = A$ Ponendo $x = K$: $1 = B \cdot K$, quindi $B = 1/K$

Otteniamo quindi:

$1/[x \cdot (1 - x/K)] = 1/x + (1/K)/(1 - x/K)$

Possiamo ora integrare:

$\int [1/x + (1/K)/(1 - x/K)]dx = \int r \cdot dt$

$\ln|x| - \ln|1 - x/K| = r \cdot t + C$

Utilizzando le proprietà dei logaritmi:

$\ln|x/(1 - x/K)| = r \cdot t + C$

Applicando l'esponenziale:

$x/(1 - x/K) = \exp(r \cdot t + C) = A \cdot \exp(r \cdot t)$

dove $A = \exp(C)$. Risolvendo per x:

$x = A \cdot \exp(r \cdot t) \cdot (1 - x/K)$

$x = A \cdot \exp(r \cdot t) - (A \cdot \exp(r \cdot t) \cdot x)/K$

$x + (A \cdot \exp(r \cdot t) \cdot x)/K = A \cdot \exp(r \cdot t)$

$x \cdot (1 + A \cdot \exp(r \cdot t)/K) = A \cdot \exp(r \cdot t)$

$x = A \cdot \exp(r \cdot t)/(1 + A \cdot \exp(r \cdot t)/K)$

Moltiplicando numeratore e denominatore per $K/(A \cdot \exp(r \cdot t))$:

$x(t) = K/(1 + (K/(A \cdot \exp(r \cdot t))) = K/(1 + (K/A) \cdot \exp(-r \cdot t))$

Applicando la condizione iniziale $x(0) = x_0$:

$x_0 = K/(1 + K/A)$

$x_0 \cdot (1 + K/A) = K$

$x_0 + x_0 \cdot K/A = K$

$x_0 \cdot K/A = K - x_0$

$K/A = (K - x_0)/x_0$

Sostituendo nell'espressione di x(t):

$x(t) = K/(1 + [(K - x_0)/x_0] \cdot \exp(-r \cdot t))$

Questa può essere riscritta nella forma più compatta:

$x(t) = K \cdot x_0/[x_0 + (K - x_0) \cdot \exp(-r \cdot t)]$

Oppure, moltiplicando numeratore e denominatore per $\exp(r \cdot t)/K$:

$x(t) = K/(1 + [(K/x_0) - 1] \cdot \exp(-r \cdot t))$

L'analisi qualitativa di questa soluzione rivela caratteristiche fondamentali. Per $t \to \infty$, il termine esponenziale tende a zero, quindi $x(t) \to K$ indipendentemente dal valore iniziale x_0 (purché positivo). La curva presenta un punto di flesso che può essere determinato calcolando la derivata seconda e ponendola uguale a zero.

Dalla derivata prima (l'equazione logistica stessa):

$dx/dt = r \cdot x \cdot (1 - x/K)$

Calcoliamo la derivata seconda applicando la regola del prodotto:

$d^2x/dt^2 = r \cdot (dx/dt) \cdot (1 - x/K) + r \cdot x \cdot (-1/K) \cdot (dx/dt)$

$d^2x/dt^2 = r \cdot (dx/dt) \cdot [(1 - x/K) - x/K]$

$d^2x/dt^2 = r \cdot (dx/dt) \cdot (1 - 2x/K)$

Il punto di flesso si trova dove $d^2x/dt^2 = 0$, il che accade quando $dx/dt = 0$ (punto di equilibrio) oppure quando:

$1 - 2x/K = 0$

$x = K/2$

Quindi il punto di flesso della curva logistica si trova esattamente a metà della capacità portante. In questo punto la crescita è massima, come si può verificare calcolando il valore di dx/dt in $x = K/2$:

$(dx/dt)|_{x=K/2} = r \cdot (K/2) \cdot (1 - 1/2) = r \cdot K/4$

Sezione 1.3: Analisi di Stabilità degli Equilibri

L'analisi della stabilità degli equilibri costituisce uno strumento fondamentale per comprendere il comportamento a lungo termine dei sistemi ecologici. Un equilibrio x^* è un valore costante della variabile di stato tale che $dx/dt = 0$. Per l'equazione logistica:

$r \cdot x^* \cdot (1 - x^*/K) = 0$

Questa equazione ammette due soluzioni: $x^* = 0$ e $x^* = K$.

La stabilità di un equilibrio si determina mediante linearizzazione del sistema nell'intorno dell'equilibrio stesso. Consideriamo una piccola perturbazione ε tale che $x = x^* + \varepsilon$. Sostituendo nell'equazione logistica:

$d(x^* + \varepsilon)/dt = r \cdot (x^* + \varepsilon) \cdot (1 - (x^* + \varepsilon)/K)$

Poiché x^* è costante, $dx^*/dt = 0$, quindi:

$d\varepsilon/dt = r \cdot (x^* + \varepsilon) \cdot (1 - (x^* + \varepsilon)/K)$

Espandendo il termine di destra:

$d\varepsilon/dt = r \cdot (x^* + \varepsilon) \cdot [1 - x^*/K - \varepsilon/K]$

$d\varepsilon/dt = r \cdot [(x^* + \varepsilon) - (x^* + \varepsilon) \cdot (x^*/K) - (x^* + \varepsilon) \cdot (\varepsilon/K)]$

$d\varepsilon/dt = r \cdot [x^* \cdot (1 - x^*/K) + \varepsilon \cdot (1 - x^*/K) - \varepsilon \cdot (x^*/K) - \varepsilon^2/K]$

Sapendo che $x^* \cdot (1 - x^*/K) = 0$ (condizione di equilibrio) e trascurando i termini di ordine superiore in ε (linearizzazione):

$d\varepsilon/dt \approx r \cdot \varepsilon \cdot (1 - x^*/K - x^*/K) = r \cdot \varepsilon \cdot (1 - 2x^*/K)$

Definiamo $\lambda = r \cdot (1 - 2x^*/K)$ come l'autovalore del sistema linearizzato. La soluzione dell'equazione linearizzata è:

$\varepsilon(t) = \varepsilon_0 \cdot \exp(\lambda \cdot t)$

L'equilibrio è asintoticamente stabile se $\lambda < 0$ (le perturbazioni decadono esponenzialmente), instabile se $\lambda > 0$ (le perturbazioni crescono esponenzialmente).

Per l'equilibrio $x^* = 0$:

$\lambda_0 = r \cdot (1 - 0) = r$

Se $r > 0$ (tasso di crescita positivo), l'equilibrio di estinzione è instabile, come ci si aspetta intuitivamente.

Per l'equilibrio $x^* = K$:

$\lambda_K = r \cdot (1 - 2K/K) = r \cdot (-1) = -r$

Se $r > 0$, questo equilibrio è asintoticamente stabile. La popolazione tende quindi spontaneamente verso la capacità portante da qualsiasi condizione iniziale positiva.

Sezione 1.4: Generalizzazioni e Modelli a Crescita Generalizzata

Il modello logistico, sebbene più realistico del modello malthusiano, presenta ancora limitazioni. Una generalizzazione importante è data dal modello di crescita di Richards o modello theta-logistico:

$dx/dt = r \cdot x \cdot [1 - (x/K)^\theta]$

dove θ è un parametro di forma che modifica la relazione tra densità e tasso di crescita. Per $\theta = 1$ si recupera il modello logistico standard. Valori di $\theta < 1$ indicano una regolazione densità-dipendente che diventa significativa anche a basse densità, mentre $\theta > 1$ implica che la regolazione diventa importante solo quando la popolazione si avvicina alla capacità portante.

Un'altra importante classe di modelli considera il cosiddetto effetto Allee, dal nome dello zoologo Warder Clyde Allee. In alcune popolazioni, densità troppo basse possono ridurre il tasso di crescita pro capite a causa di difficoltà nel trovare partner riproduttivi, nella difesa dai predatori, o in altri meccanismi cooperativi. Un modello che incorpora l'effetto Allee può essere scritto come:

$dx/dt = r \cdot x \cdot [(x/A) - 1] \cdot [1 - x/K]$

dove A rappresenta la soglia di Allee. Questo modello presenta tre equilibri: $x^* = 0$, $x^* = A$, e $x^* = K$. L'analisi di stabilità rivela che l'equilibrio in A è instabile (punto di equilibrio repulsore), mentre sia 0 che K possono essere stabili a seconda delle condizioni iniziali. Se $x_0 < A$, la popolazione si estingue; se $x_0 > A$, la popolazione cresce verso K. Questa situazione crea un rischio di estinzione per popolazioni che vengono ridotte al di sotto della soglia critica.

Sezione 1.5: Classificazione delle Biforcazioni a un Parametro nei Modelli a Popolazione Singola

Le Sezioni 1.3 e 1.4 hanno analizzato la stabilità degli equilibri per valori fissati dei parametri del modello. Una domanda più generale, che diventa centrale nell'analisi delle transizioni di fase ecologiche del Capitolo Ventiquattresimo e delle biforcazioni di Hopf del Capitolo Ventesimo, riguarda cosa succeda al ritratto di fase quando un parametro del sistema varia con continuità: gli equilibri e la loro stabilità possono cambiare qualitativamente, un fenomeno noto come biforcazione. Questa sezione introduce sistematicamente, nel contesto più semplice possibile (una singola popolazione), le tre biforcazioni elementari a un parametro che ricorrono più frequentemente nei modelli ecologici.

La Biforcazione Transcritica: Scambio di Stabilità

Il modello logistico della Sezione 1.2, riscritto con il tasso di crescita intrinseco r come parametro di biforcazione, possiede sempre gli stessi due equilibri $x^* = 0$ e $x^* = K$ indipendentemente dal segno di r, ma la loro stabilità si scambia esattamente quando r attraversa lo zero: per $r < 0$ l'origine è stabile ($\lambda_0 = r < 0$) e K è instabile (formalmente privo di senso biologico, poiché negativo se $K > 0$ resta comunque un equilibrio matematico instabile), mentre per $r > 0$ la stabilità si inverte esattamente come derivato nella Sezione 1.3. Questo è l'esempio più semplice di biforcazione transcritica, la cui forma normale universale è:

$dx/dt = \mu \cdot x - x^2$

dove μ è il parametro di biforcazione. Il tratto distintivo di questa biforcazione — rispetto a quelle che seguono — è che i due rami di equilibrio ($x^* = 0$ e $x^* = \mu$) esistono per ogni valore di μ, già prima e dopo la biforcazione, e semplicemente si scambiano di stabilità attraversandosi al punto critico $\mu = 0$, senza che alcun equilibrio appaia o scompaia.

La Biforcazione Sella-Nodo: Comparsa e Collisione di Equilibri

Un comportamento qualitativamente diverso emerge nel modello logistico soggetto a un prelievo a cattura costante (constant-yield harvesting), già rilevante per la teoria dello sfruttamento delle risorse del Capitolo Quarto:

$$dx/dt = r \cdot x \cdot (1 - x/K) - h$$

dove $h \geq 0$ è il tasso di prelievo costante, indipendente dalla densità della popolazione (a differenza del prelievo proporzionale allo sforzo della Sezione 4.1). Gli equilibri si trovano risolvendo l'equazione quadratica $r \cdot x \cdot (1 - x/K) = h$, la cui soluzione è:

$$x^* = (K/2) \pm (K/2) \cdot \sqrt{(1 - 4h/(r \cdot K))}$$

Per $h < h_c = r \cdot K/4$ (il rendimento massimo sostenibile della Sezione 4.1), esistono due equilibri distinti: quello superiore x^*_+ è stabile, quello inferiore x^*_- è instabile e funge da soglia critica sotto la quale la popolazione collassa all'estinzione, analogamente alla soglia di Allee della Sezione 1.4. Al crescere di h verso h_c, i due equilibri si avvicinano progressivamente fino a collidere e annichilirsi esattamente in $h = h_c$, oltre il quale non esiste alcun equilibrio positivo e la popolazione collassa deterministicamente all'estinzione qualunque sia la sua condizione iniziale. Questa è la biforcazione sella-nodo (o fold), la cui forma normale è:

$$dx/dt = \mu - x^2$$

con due equilibri $x^* = \pm\sqrt{\mu}$ che esistono solo per $\mu > 0$ e collidono in $\mu = 0$. La rilevanza ecologica di questa biforcazione è sostanziale: a differenza del collasso graduale e reversibile associato alla biforcazione transcritica del modello a sforzo proporzionale, il collasso sotto prelievo a cattura costante è catastrofico (la popolazione precipita all'estinzione con velocità finita non appena h supera h_c, anziché avvicinarvisi con continuità) e potenzialmente isteretico se il prelievo eccessivo genera una struttura a più equilibri (come nei modelli con effetto Allee combinato, non trattati qui esplicitamente ma concettualmente analoghi al comportamento a isteresi delle transizioni di fase ecologiche discusse nel Capitolo Ventiquattresimo): una volta collassata, la popolazione non si riprende automaticamente riducendo h di poco al di sotto di h_c, poiché a $x = 0$ la crescita è nulla indipendentemente dal valore di h.

Implicazioni per la Gestione: Quote Fisse contro Quote Proporzionali

Il confronto tra le due biforcazioni offre un argomento matematico rigoroso a favore di una scelta gestionale spesso raccomandata su basi puramente euristiche: le quote di cattura proporzionali allo sforzo o alla biomassa stimata (che generano, come mostrato nella Sezione 4.1, un collasso di tipo transcritico, gy graduale e reversibile) sono strutturalmente più sicure delle quote di cattura fisse indipendenti dallo stato della popolazione (che generano un collasso di tipo sella-nodo, brusco e privo di segnali di allerta graduali nella sola traiettoria della biomassa di equilibrio). Poiché le quote fisse sono spesso preferite in pratica per la loro prevedibilità economica e amministrativa, questa analisi evidenzia un compromesso esplicito tra prevedibilità gestionale a breve termine e rischio strutturale di collasso catastrofico, un compromesso che le moderne regole di controllo della raccolta della Sezione 4.5 cercano di mitigare rendendo comunque la cattura raccomandata dipendente dallo stato stimato della risorsa.

Nota Metodologica: Biforcazioni Strutturali contro Regime Shift Stocastici

È essenziale distinguere concettualmente un collasso guidato da una biforcazione strutturale del sistema deterministico sottostante, come quelle qui analizzate, da un cosiddetto regime shift indotto puramente

dalla stocasticità (rumore ambientale o demografico che sposta il sistema oltre un bacino di attrazione già esistente, senza che alcun parametro strutturale del sistema deterministico sia effettivamente cambiato). Empiricamente, distinguere le due cause a partire dalla sola traiettoria osservata di una popolazione collassata è tutt'altro che banale, ed è precisamente il problema affrontato dalla teoria dei segnali di allerta precoce (critical slowing down, aumento dell'autocorrelazione e della varianza) sviluppata sistematicamente nel Capitolo Ventiquattresimo: tali segnali sono attesi in modo affidabile solo quando il sistema si avvicina a una biforcazione strutturale del tipo qui descritto, e la loro assenza in un collasso osservato è un indizio, seppure non conclusivo, che il collasso sia stato indotto prevalentemente da un evento stocastico piuttosto che da un progressivo avvicinamento a una soglia strutturale.

Capitolo Secondo: Dinamiche di Popolazioni Interagenti

Sezione 2.1: Il Sistema Preda-Predatore di Lotka-Volterra

La realtà ecologica è caratterizzata da complesse interazioni tra specie diverse. Il modello matematico più celebre per descrivere le interazioni predatore-preda fu sviluppato indipendentemente da Alfred James Lotka nel 1925 e Vito Volterra nel 1926. Il sistema di equazioni differenziali di Lotka-Volterra si scrive:

$dx/dt = \alpha \cdot x - \beta \cdot x \cdot y \quad dy/dt = \delta \cdot x \cdot y - \gamma \cdot y$

dove $x(t)$ rappresenta la densità della popolazione preda, $y(t)$ la densità della popolazione predatrice, α il tasso di crescita intrinseco della preda in assenza di predazione, β il tasso di predazione (efficienza con cui i predatori catturano le prede), δ il tasso di conversione della biomassa della preda in nuovi predatori, e γ il tasso di mortalità naturale dei predatori.

La struttura di questo sistema riflette assunzioni biologiche specifiche. Il termine $\alpha \cdot x$ rappresenta la crescita esponenziale della preda in assenza di predatori, mentre $-\beta \cdot x \cdot y$ descrive la riduzione della popolazione preda dovuta alla predazione, assumendo che il tasso di incontri tra prede e predatori sia proporzionale al prodotto delle due densità (azione di massa). Per i predatori, il termine $\delta \cdot x \cdot y$ rappresenta la crescita dovuta al consumo di prede, mentre $-\gamma \cdot y$ descrive la mortalità naturale.

L'analisi degli equilibri si ottiene ponendo entrambe le derivate uguali a zero:

$\alpha \cdot x^* - \beta \cdot x^* \cdot y^* = 0 \quad \delta \cdot x^* \cdot y^* - \gamma \cdot y^* = 0$

Dalla prima equazione:

$x^* \cdot (\alpha - \beta \cdot y^*) = 0$

Questo implica $x^* = 0$ oppure $y^* = \alpha/\beta$.

Dalla seconda equazione:

$y^* \cdot (\delta \cdot x^* - \gamma) = 0$

Questo implica $y^* = 0$ oppure $x^* = \gamma/\delta$.

Otteniamo quindi due equilibri non banali: il punto di estinzione $(0, 0)$ e il punto di coesistenza $(\gamma/\delta, \alpha/\beta)$.

L'analisi di stabilità richiede il calcolo della matrice jacobiana del sistema. Definiamo le funzioni:

$f(x, y) = \alpha \cdot x - \beta \cdot x \cdot y \quad g(x, y) = \delta \cdot x \cdot y - \gamma \cdot y$

La matrice jacobiana è:

$$J = |\partial f/\partial x \ \partial f/\partial y| \ |\partial g/\partial x \ \partial g/\partial y|$$

Calcolando le derivate parziali:

$$\partial f/\partial x = \alpha - \beta \cdot y \ \partial f/\partial y = -\beta \cdot x \ \partial g/\partial x = \delta \cdot y \ \partial g/\partial y = \delta \cdot x - \gamma$$

Quindi:

$$J = |\alpha - \beta \cdot y \ -\beta \cdot x \ | \ |\delta \cdot y \ \delta \cdot x - \gamma|$$

Valutiamo questa matrice nel punto di equilibrio di coesistenza $(\gamma/\delta, \alpha/\beta)$:

$$J^* = |\alpha - \beta \cdot (\alpha/\beta) \ -\beta \cdot (\gamma/\delta) \ | \ |\delta \cdot (\alpha/\beta) \ \delta \cdot (\gamma/\delta) - \gamma|$$

$$J^* = |0 \ -\beta \cdot \gamma/\delta| \ |\delta \cdot \alpha/\beta \ 0 \ |$$

Gli autovalori di questa matrice si ottengono risolvendo l'equazione caratteristica:

$$\det(J^* - \lambda \cdot I) = 0$$

$$|-\lambda \ -\beta \cdot \gamma/\delta| \ |\delta \cdot \alpha/\beta \ -\lambda \ | = 0$$

$$\lambda^2 + (\beta \cdot \gamma/\delta) \cdot (\delta \cdot \alpha/\beta) = 0$$

$$\lambda^2 + \alpha \cdot \gamma = 0$$

$$\lambda^2 = -\alpha \cdot \gamma$$

$$\lambda = \pm i \cdot \sqrt{(\alpha \cdot \gamma)}$$

Gli autovalori sono puramente immaginari, il che indica che l'equilibrio è un centro. Questo significa che le traiettorie nel piano delle fasi sono curve chiuse (orbite periodiche) attorno al punto di equilibrio, ma il sistema non è asintoticamente stabile né instabile. Piccole perturbazioni portano il sistema su un'orbita diversa, dove rimane indefinitamente.

Sezione 2.2: Integrali Primi e Soluzioni Periodiche

Il sistema di Lotka-Volterra classico possiede una proprietà notevole: l'esistenza di un integrale primo (o costante del moto). Possiamo derivare questa quantità conservata attraverso un procedimento formale. Dividiamo la seconda equazione per la prima:

$$dy/dx = (dy/dt)/(dx/dt) = (\delta \cdot x \cdot y - \gamma \cdot y)/(\alpha \cdot x - \beta \cdot x \cdot y)$$

$$dy/dx = y \cdot (\delta \cdot x - \gamma)/[x \cdot (\alpha - \beta \cdot y)]$$

Riarrangiando mediante separazione delle variabili:

$$(\alpha - \beta \cdot y)/y \cdot dy = (\delta \cdot x - \gamma)/x \cdot dx$$

Integrando ambo i membri:

$$\int[(\alpha/y) - \beta]dy = \int[(\delta) - (\gamma/x)]dx$$

$$\alpha \cdot \ln|y| - \beta \cdot y = \delta \cdot x - \gamma \cdot \ln|x| + C$$

Riorganizzando:

$\delta \cdot x - \gamma \cdot \ln|x| - \beta \cdot y + \alpha \cdot \ln|y| = C$

Oppure, nella forma più compatta:

$V(x, y) = \delta \cdot x + \alpha \cdot \ln(y) - \gamma \cdot \ln(x) - \beta \cdot y = \text{costante}$

Questa funzione V(x, y) è l'integrale primo del sistema. Ogni traiettoria nel piano delle fasi giace su una curva di livello di V. Il valore della costante dipende dalle condizioni iniziali.

Le oscillazioni periodiche del sistema Lotka-Volterra hanno un profondo significato ecologico. La dinamica tipica mostra che un aumento della popolazione preda porta, con un certo ritardo, a un aumento della popolazione predatrice. L'incremento dei predatori causa poi una diminuzione delle prede, che a sua volta porta a una diminuzione dei predatori per mancanza di cibo. La riduzione dei predatori permette alle prede di riprendersi, chiudendo il ciclo.

Un risultato matematico interessante riguarda i valori medi temporali delle popolazioni su un'orbita periodica. Utilizzando il teorema della media integrale, si può dimostrare che:

$\langle x \rangle = \gamma/\delta \quad \langle y \rangle = \alpha/\beta$

dove le parentesi angolari indicano la media temporale su un periodo completo dell'oscillazione. Straordinariamente, questi valori medi coincidono esattamente con le coordinate del punto di equilibrio, indipendentemente dall'ampiezza dell'oscillazione.

Sezione 2.3: Estensioni Realistiche: Capacità Portante e Risposta Funzionale

Il modello di Lotka-Volterra nella sua forma classica presenta limitazioni ecologiche significative. In particolare, assume che la preda cresca esponenzialmente in assenza di predatori, il che è irrealistico. Una prima estensione consiste nell'incorporare una capacità portante per la preda:

$dx/dt = r \cdot x \cdot (1 - x/K) - \beta \cdot x \cdot y \quad dy/dt = \delta \cdot x \cdot y - \gamma \cdot y$

Questo sistema modificato presenta comportamenti più complessi. L'equilibrio di coesistenza diventa:

$x^* = \gamma/\delta \quad y^* = (r/\beta) \cdot (1 - \gamma/(\delta \cdot K))$

L'equilibrio esiste solo se $\gamma/(\delta \cdot K) < 1$, ovvero se $\gamma < \delta \cdot K$. Questa condizione ha un'interpretazione ecologica: la capacità portante dell'ambiente deve essere sufficientemente alta perché i predatori possano sostenere una popolazione stabile.

Un'altra importante modifica riguarda la risposta funzionale, ovvero la relazione tra la densità della preda e il tasso di consumo per predatore. Il modello di Lotka-Volterra assume una risposta funzionale lineare (tipo I secondo la classificazione di Holling). Crawford Stanley "Buzz" Holling propose nel 1959 forme più realistiche. La risposta funzionale di tipo II ha la forma:

$P(x) = \beta \cdot x/(1 + \beta \cdot h \cdot x)$

dove h rappresenta il tempo di manipolazione (handling time), ovvero il tempo che un predatore impiega a catturare, uccidere e consumare una preda. Questa funzione satura per alte densità di prede, riflettendo il fatto che i predatori hanno una capacità massima di consumo.

Il sistema con risposta funzionale di tipo II diventa:

$dx/dt = r \cdot x \cdot (1 - x/K) - [\beta \cdot x/(1 + \beta \cdot h \cdot x)] \cdot y \quad dy/dt = \delta \cdot [\beta \cdot x/(1 + \beta \cdot h \cdot x)] \cdot y - \gamma \cdot y$

Questo sistema può mostrare comportamenti molto più ricchi, inclusa la possibilità di cicli limite stabili (oscillazioni periodiche che si stabiliscono automaticamente indipendentemente dalle condizioni iniziali), biforcazioni e dinamiche caotiche per certi valori dei parametri.

Sezione 2.4: Risposta Funzionale di Tipo III e Predatory Switching: Effetti Stabilizzanti

La risposta funzionale di tipo II introdotta nella Sezione 2.3, $P(x) = \beta \cdot x/(1 + \beta \cdot h \cdot x)$, ha una proprietà spesso trascurata ma dinamicamente cruciale: a basse densità di preda, il tasso di predazione pro capite $\beta/(1 + \beta \cdot h \cdot x)$ è massimo e decrescente in x, un effetto destabilizzante che contribuisce al paradosso dell'arricchimento discusso nell'analisi delle biforcazioni di Hopf del Capitolo Ventesimo. La risposta funzionale di tipo III, anch'essa introdotta da Holling, ha una forma qualitativamente diversa proprio nel regime di basse densità.

Forma Sigmoide e Interpretazione Comportamentale

La risposta funzionale di tipo III si scrive:

$$P(x) = \beta \cdot x^2 / (1 + \beta \cdot h \cdot x^2)$$

A differenza della forma di tipo II, il tasso di predazione pro capite $P(x)/x = \beta \cdot x/(1 + \beta \cdot h \cdot x^2)$ è ora crescente per x piccolo, raggiunge un massimo, e decresce per x grande verso la stessa saturazione asintotica 1/h della forma di tipo II. Biologicamente, questa forma sigmoide riflette meccanismi comportamentali quali l'apprendimento del predatore (search image formation: il predatore diventa progressivamente più efficiente nel riconoscere una preda comune) o la presenza di rifugi a bassa densità (a densità di preda molto basse, gli individui superstiti occupano preferenzialmente i microhabitat più protetti, rendendo la predazione proporzionalmente meno efficiente).

Effetto Stabilizzante sull'Equilibrio a Bassa Densità

L'implicazione dinamica di questa forma è diretta: poiché il tasso di predazione pro capite è basso (anziché massimo) quando la preda è rara, la risposta di tipo III fornisce una sorta di rifugio dinamico automatico alla preda a bassa densità, rallentando l'avvicinamento all'estinzione locale e riducendo la tendenza del sistema a produrre le oscillazioni di ampiezza crescente che caratterizzano il paradosso dell'arricchimento sotto risposta di tipo II. Linearizzando il sistema preda-predatore con risposta di tipo III attorno al proprio equilibrio interno e calcolando la traccia della matrice giacobiana, si osserva che il segno del termine destabilizzante — proporzionale a $\partial P/\partial x$ valutato all'equilibrio x^* — è sistematicamente più favorevole alla stabilità rispetto al caso di tipo II per la stessa coppia di parametri (β, h), un risultato che ha portato a considerare l'evoluzione di comportamenti generatori di risposte di tipo III (predazione opportunistica orientata all'apprendimento, uso di prede alternative) come una possibile spiegazione della persistenza osservata di molti sistemi preda-predatore naturali oltre la soglia di arricchimento che il modello di tipo II predirebbe come destabilizzante.

Predatory Switching in Sistemi Multi-Preda

Un meccanismo strettamente imparentato emerge quando un predatore generalista si nutre di più specie di preda simultaneamente e mostra switching comportamentale: una preferenza sproporzionata per il tipo di preda più abbondante relativamente alla sua frequenza nella dieta. Murdoch (1969) formalizzò questo fenomeno introducendo una preferenza c che dipende non linearmente dalla frequenza relativa delle due prede nell'ambiente, f_1 e $f_2 = 1 - f_1$:

$$c_1(f_1) = f_1^m / (f_1^m + f_2^m)$$

dove l'esponente $m > 1$ quantifica l'intensità dello switching: per $m = 1$ il predatore consuma le prede in proporzione esatta alla loro frequenza relativa (nessuno switching, predazione proporzionale), mentre per $m > 1$ il predatore sovra-consuma sistematicamente la preda più comune rispetto alla sua frequenza, risparmiando proporzionalmente la preda più rara. L'effetto ecologico dello switching è di natura

frequenza-dipendente negativa sulla preda comune e frequenza-dipendente positiva sulla preda rara, un meccanismo che può stabilizzare la coesistenza di più specie di preda condividendo lo stesso predatore mitigando la competizione apparente (apparent competition) che altrimenti emergerebbe tra prede che condividono un nemico naturale comune — un fenomeno già incontrato, dal punto di vista della struttura di rete, nell'analisi della stabilità delle reti trofiche del Capitolo Nono.

Nota Metodologica: Distinguere Tipo II da Tipo III nei Dati Sperimentali

La distinzione empirica tra risposta funzionale di tipo II e di tipo III è notoriamente difficile: entrambe le forme convergono alla stessa asintoto 1/h ad alta densità di preda, e differiscono sostanzialmente solo nella regione a bassa densità, dove la maggior parte dei disegni sperimentali di laboratorio dispone di meno osservazioni (per ragioni pratiche di disponibilità di prede sperimentali) e dove l'effetto della deplezione della preda durante l'esperimento stesso — se non corretto esplicitamente nel disegno sperimentale, ad esempio mediante il metodo di regressione logistica di Rogers per esperimenti senza reintegro delle prede consumate — può generare artefatti statistici che imitano la forma sigmoide di tipo III anche quando il meccanismo comportamentale sottostante è assente. La distinzione richiede quindi disegni sperimentali specificamente costruiti per risolvere il comportamento a bassa densità, con adeguata replicazione in quella regione, un requisito spesso disatteso nella letteratura sperimentale più datata.

Capitolo Terzo: Competizione Interspecifica e Coesistenza

Sezione 3.1: Il Modello di Lotka-Volterra per la Competizione

Quando due specie competono per le stesse risorse limitate, la loro dinamica può essere descritta da un sistema di equazioni che generalizza il modello logistico. Il sistema di competizione di Lotka-Volterra si scrive:

$dx_1/dt = r_1 \cdot x_1 \cdot (1 - x_1/K_1 - \alpha_{12} \cdot x_2/K_1)$ $dx_2/dt = r_2 \cdot x_2 \cdot (1 - x_2/K_2 - \alpha_{21} \cdot x_1/K_2)$

dove x_1 e x_2 rappresentano le densità delle due specie, r_1 e r_2 i rispettivi tassi intrinseci di crescita, K_1 e K_2 le capacità portanti in assenza dell'altra specie, mentre α_{12} e α_{21} sono i coefficienti di competizione che misurano l'effetto competitivo della specie 2 sulla specie 1 e viceversa.

L'interpretazione dei coefficienti di competizione richiede attenzione. Il termine $\alpha_{12} \cdot x_2/K_1$ rappresenta la frazione della capacità portante della specie 1 che viene "occupata" dalla presenza della specie 2. Un valore $\alpha_{12} = 1$ indica che un individuo della specie 2 ha lo stesso effetto competitivo di un individuo della specie 1; $\alpha_{12} > 1$ significa che la specie 2 è un competitore più forte; $\alpha_{12} < 1$ indica competizione più debole.

Gli equilibri del sistema si trovano ponendo entrambe le derivate uguali a zero:

$x_1 \cdot (1 - x_1/K_1 - \alpha_{12} \cdot x_2/K_1) = 0$ $x_2 \cdot (1 - x_2/K_2 - \alpha_{21} \cdot x_1/K_2) = 0$

Oltre al punto di origine e agli equilibri sugli assi $(K_1, 0)$ e $(0, K_2)$, può esistere un equilibrio interno di coesistenza che si ottiene risolvendo il sistema:

$1 - x_1^*/K_1 - \alpha_{12} \cdot x_2^*/K_1 = 0$ $1 - x_2^*/K_2 - \alpha_{21} \cdot x_1^*/K_2 = 0$

Dalla prima equazione:

$x_1^* + \alpha_{12} \cdot x_2^* = K_1$

Dalla seconda equazione:

$x_2^* + \alpha_{21} \cdot x_1^* = K_2$

Questo è un sistema lineare in x_1^* e x_2^*. Dalla prima equazione:

$x_1^* = K_1 - \alpha_{12} \cdot x_2^*$

Sostituendo nella seconda:

$x_2^* + \alpha_{21} \cdot (K_1 - \alpha_{12} \cdot x_2^*) = K_2$

$x_2^* + \alpha_{21} \cdot K_1 - \alpha_{21} \cdot \alpha_{12} \cdot x_2^* = K_2$

$x_2^* \cdot (1 - \alpha_{21} \cdot \alpha_{12}) = K_2 - \alpha_{21} \cdot K_1$

$x_2^* = (K_2 - \alpha_{21} \cdot K_1)/(1 - \alpha_{21} \cdot \alpha_{12})$

Analogamente:

$x_1^* = (K_1 - \alpha_{12} \cdot K_2)/(1 - \alpha_{12} \cdot \alpha_{21})$

Per l'esistenza di un equilibrio interno biologicamente significativo (con $x_1^* > 0$ e $x_2^* > 0$), è necessario che:

$K_2 - \alpha_{21} \cdot K_1 > 0$ e $K_1 - \alpha_{12} \cdot K_2 > 0$

se $\alpha_{12} \cdot \alpha_{21} < 1$, oppure:

$K_2 - \alpha_{21} \cdot K_1 < 0$ e $K_1 - \alpha_{12} \cdot K_2 < 0$

se $\alpha_{12} \cdot \alpha_{21} > 1$.

La prima condizione (con $\alpha_{12} \cdot \alpha_{21} < 1$) implica:

$K_2/K_1 > \alpha_{21}$ e $K_1/K_2 > \alpha_{12}$

Questa situazione corrisponde a una competizione "debole" in cui ciascuna specie limita se stessa più di quanto limiti l'altra specie. In questo caso, l'equilibrio di coesistenza è stabile.

Quando invece $\alpha_{12} \cdot \alpha_{21} > 1$ e le disuguaglianze sono invertite, abbiamo una competizione "forte" e l'equilibrio interno, se esiste, è instabile. Il sistema evolve verso l'esclusione competitiva di una delle due specie.

Sezione 3.2: Il Principio di Esclusione Competitiva

L'analisi del modello di competizione porta a una delle leggi più importanti dell'ecologia teorica: il principio di esclusione competitiva, formulato da Georgii Frantsevich Gause sulla base di esperimenti con protozoi negli anni Trenta del Novecento. Il principio afferma che due specie che competono per esattamente le stesse risorse limitate non possono coesistere stabilmente: una specie escluderà inevitabilmente l'altra.

Matematicamente, questo principio emerge dall'analisi di stabilità quando i coefficienti di competizione sono troppo elevati. Consideriamo il caso in cui $\alpha_{12} > K_1/K_2$ e $\alpha_{21} > K_2/K_1$. In questa situazione, ciascuna specie subisce un effetto competitivo dall'altra maggiore dell'effetto che subisce da se stessa. L'equilibrio interno non esiste o è instabile, e il sistema evolve verso uno degli equilibri sugli assi.

Quale specie "vince" dipende dalle condizioni iniziali e dai parametri del sistema. Se definiamo il "fitness" competitivo di ciascuna specie in termini della sua capacità portante pesata per l'effetto competitivo reciproco, la specie con fitness maggiore tende a prevalere.

Dal punto di vista filosofico ed ecologico, il principio di esclusione competitiva solleva questioni profonde sulla biodiversità. Come può la natura ospitare migliaia di specie che apparentemente competono per risorse simili? La risposta risiede nella differenziazione delle nicchie ecologiche: specie simili coesistono perché utilizzano risorse leggermente diverse, abitano microhabitat diversi, o sono attive in tempi diversi. La matematica dei modelli di competizione quantifica esattamente quanto le nicchie devono differire perché la coesistenza sia possibile.

Sezione 3.3: Competizione in Ambienti Eterogenei

La teoria della competizione diventa significativamente più ricca quando consideriamo la struttura spaziale dell'ambiente. In natura, gli ambienti sono raramente uniformi: presentano gradienti di risorse, variazioni topografiche, e mosaici di habitat diversi. Questa eterogeneità spaziale può facilitare la coesistenza anche di specie che sarebbero incompatibili in un ambiente omogeneo.

Un approccio matematico semplice consiste nel considerare un ambiente diviso in due patch (frammenti di habitat) con caratteristiche diverse. In ciascun patch, le capacità portanti delle due specie possono differire. Nel patch 1:

$dx_1^{(1)}/dt = r_1 \cdot x_1^{(1)} \cdot (1 - x_1^{(1)}/K_1^{(1)} - \alpha_{12} \cdot x_2^{(1)}/K_1^{(1)}) + D_1 \cdot (x_1^{(2)} - x_1^{(1)})$ $dx_2^{(1)}/dt = r_2 \cdot x_2^{(1)} \cdot (1 - x_2^{(1)}/K_2^{(1)} - \alpha_{21} \cdot x_1^{(1)}/K_2^{(1)}) + D_2 \cdot (x_2^{(2)} - x_2^{(1)})$

Nel patch 2:

$dx_1^{(2)}/dt = r_1 \cdot x_1^{(2)} \cdot (1 - x_1^{(2)}/K_1^{(2)} - \alpha_{12} \cdot x_2^{(2)}/K_1^{(2)}) + D_1 \cdot (x_1^{(1)} - x_1^{(2)})$ $dx_2^{(2)}/dt = r_2 \cdot x_2^{(2)} \cdot (1 - x_2^{(2)}/K_2^{(2)} - \alpha_{21} \cdot x_1^{(2)}/K_2^{(2)}) + D_2 \cdot (x_2^{(1)} - x_2^{(2)})$

dove D_1 e D_2 rappresentano i tassi di dispersione delle due specie tra i patch. Se, ad esempio, $K_1^{(1)} > K_2^{(1)}$ ma $K_1^{(2)} < K_2^{(2)}$ (la specie 1 è favorita nel patch 1 mentre la specie 2 è favorita nel patch 2), la coesistenza globale diventa possibile attraverso un equilibrio tra vantaggio competitivo locale e dispersione.

Questo modello a due patch può essere generalizzato a un continuo spaziale mediante equazioni differenziali parziali (EDP). Nel caso unidimensionale:

$\partial x_1/\partial t = D_1 \cdot \partial^2 x_1/\partial z^2 + r_1 \cdot x_1 \cdot (1 - x_1/K_1(z) - \alpha_{12} \cdot x_2/K_1(z))$ $\partial x_2/\partial t = D_2 \cdot \partial^2 x_2/\partial z^2 + r_2 \cdot x_2 \cdot (1 - x_2/K_2(z) - \alpha_{21} \cdot x_1/K_2(z))$

dove z rappresenta la coordinata spaziale, D_1 e D_2 sono i coefficienti di diffusione (analoghi alla costante di diffusione in fisica), e $K_1(z)$ e $K_2(z)$ sono capacità portanti che variano nello spazio.

L'analisi di questi sistemi di reazione-diffusione richiede tecniche matematiche sofisticate, inclusa la teoria degli operatori ellittici, l'analisi funzionale e la teoria delle biforcazioni spaziali. Soluzioni di particolare interesse includono pattern stazionari (distribuzioni spaziali non uniformi ma costanti nel tempo), onde viaggianti (fronti di invasione che si propagano nello spazio), e pattern spazio-temporali complessi.

Sezione 3.4: Coesistenza Moderna: il Framework delle Differenze di Nicchia e di Fitness

L'analisi classica di Lotka-Volterra della Sezione 3.1 individua la condizione di coesistenza nei termini dei coefficienti α_{12} e α_{21}, ma non offre un modo naturale per separare due questioni concettualmente distinte: quanto le due specie differiscono nell'uso delle risorse (differenza di nicchia), e quanto una specie è semplicemente più competitiva dell'altra in senso assoluto (differenza di fitness). Chesson (2000) ha riformulato la teoria della coesistenza in un framework che rende esplicita questa separazione, oggi lo standard di riferimento in ecologia teorica della comunità.

Riformulazione della Condizione di Coesistenza

Riprendendo la condizione di coesistenza stabile già derivata nella Sezione 3.1, $\alpha_{12} \cdot \alpha_{21} < 1$ con le opportune disuguaglianze sui rapporti K_2/K_1 e K_1/K_2, Chesson definisce la differenza di nicchia ρ come:

$$\rho = \sqrt{(\alpha_{12} \cdot \alpha_{21})}$$

Questa quantità misura quanto le due specie si sovrappongono nell'uso delle risorse: $\rho = 0$ corrisponde a nicchie completamente separate (nessuna competizione interspecifica, $\alpha_{12} = \alpha_{21} = 0$), mentre $\rho = 1$ corrisponde a nicchie identiche (competizione interspecifica indistinguibile dalla competizione intraspecifica, il caso limite del principio di esclusione della Sezione 3.2). La differenza di fitness competitivo tra le due specie è definita separatamente come:

$$\kappa_2/\kappa_1 = (K_2/K_1) \cdot \sqrt{(\alpha_{12}/\alpha_{21})}$$

e misura l'asimmetria nella capacità competitiva delle due specie, indipendentemente da quanto le loro nicchie si sovrappongano. La condizione di coesistenza stabile, riscritta in questi nuovi termini, diventa:

$$\rho < \kappa_1/\kappa_2 < 1/\rho$$

ovvero: la coesistenza è possibile se e solo se la differenza di nicchia ($1 - \rho$) è sufficientemente grande da "assorbire" la differenza di fitness tra le due specie. Questa riformulazione chiarisce un punto spesso frainteso della teoria classica: la coesistenza non richiede nicchie identiche né fitness identici, ma un equilibrio quantitativo preciso tra le due differenze, espresso dalla doppia disuguaglianza.

Meccanismi di Stabilizzazione e di Equalizzazione

Il framework di Chesson distingue due categorie di meccanismi ecologici in base a quale dei due termini della disuguaglianza essi influenzano. I meccanismi stabilizzanti (stabilizing mechanisms) sono quelli che riducono ρ, aumentando la differenza di nicchia effettiva — partizionamento delle risorse, differenziazione temporale dell'attività, risposte differenziali a variazione ambientale (storage effect); questi meccanismi favoriscono la coesistenza indipendentemente da quanto le specie differiscano in fitness assoluto. I meccanismi di equalizzazione (equalizing mechanisms) sono invece quelli che riducono la differenza di fitness κ_2/κ_1 avvicinandola a 1, senza necessariamente alterare la sovrapposizione di nicchia; questi meccanismi rendono la coesistenza più facile da raggiungere per un dato livello di stabilizzazione, ma da soli, in assenza di qualunque differenza di nicchia ($\rho = 1$), non possono garantire coesistenza stabile: due specie a fitness perfettamente uguali ma nicchie identiche restano comunque soggette a esclusione competitiva per deriva, semplicemente su una scala temporale più lunga.

Applicazione: Interpretare Dati di Coesistenza in Comunità Reali

Il valore pratico della scomposizione di Chesson risiede nel permettere una domanda empiricamente trattabile che la teoria classica non poneva in questi termini: data una coppia di specie coesistenti in natura, quanto della loro coesistenza è spiegata da autentica differenziazione di nicchia, e quanto è semplicemente il risultato di una fortuita quasi-uguaglianza di fitness che potrebbe rompersi sotto un cambiamento ambientale? Coppie di specie vicine a $\kappa_1/\kappa_2 \approx 1$ con ρ elevato (poca differenziazione di nicchia, ma fitness quasi uguali) sono, in questo senso, coesistenze fragili: qualunque perturbazione che alteri anche lievemente il bilancio di fitness relativo — un cambiamento climatico, l'arrivo di una specie invasiva che agisce da equalizzatore o destabilizzatore — può farle collassare rapidamente verso l'esclusione competitiva, un rischio molto meno acuto per coppie di specie la cui coesistenza è sostenuta da una robusta differenziazione di nicchia (ρ basso).

Nota Metodologica: La Stima Empirica di ρ e κ

La stima diretta di ρ e κ_2/κ_1 da dati di campo richiede la stima indipendente dei quattro parametri strutturali del modello di Lotka-Volterra (K_1, K_2, α_{12}, α_{21}), un problema statisticamente impegnativo che tipicamente richiede esperimenti di rimozione o di semina controllata (seed addition/removal experiments) piuttosto che la sola osservazione di serie temporali di densità in condizioni naturali, poiché

dati osservazionali privi di manipolazione sperimentale sono spesso insufficienti a identificare separatamente i quattro parametri con precisione accettabile. Questo limite pratico spiega perché, nonostante l'eleganza concettuale del framework di Chesson, le stime quantitative di ϱ e $\varkappa$ per comunità naturali complesse restino relativamente rare in letteratura rispetto alla sua ampia adozione come strumento concettuale interpretativo.

Parte II: Dinamica delle Risorse Naturali e Modelli Bioeconomici

Capitolo Quarto: Teoria Matematica dello Sfruttamento delle Risorse

Sezione 4.1: Il Modello di Gordon-Schaefer per la Pesca

La gestione sostenibile delle risorse naturali rinnovabili rappresenta una delle sfide più pressanti del nostro tempo. La formulazione matematica più influente in questo ambito è il modello bioeconomico sviluppato da Milner Baily Schaefer negli anni Cinquanta e successivamente elaborato da Howard Scott Gordon. Questo modello integra la dinamica biologica della popolazione con l'economia dello sfruttamento.

Partiamo dalla dinamica biologica di una popolazione ittica in assenza di pesca, descritta dall'equazione logistica:

$$dx/dt = r \cdot x \cdot (1 - x/K)$$

dove x rappresenta la biomassa della popolazione (spesso misurata in tonnellate), r il tasso intrinseco di crescita, e K la capacità portante dell'ecosistema marino.

Introduciamo ora l'effetto della pesca. Lo sforzo di pesca (fishing effort) E rappresenta una misura dell'intensità dell'attività di pesca, che può essere quantificata ad esempio come numero di giorni-barca per anno. Il tasso di cattura (harvest rate) H viene tipicamente modellato come proporzionale sia allo sforzo di pesca che alla biomassa disponibile:

$$H = q \cdot E \cdot x$$

dove q è il coefficiente di catturabilità, che riflette l'efficienza tecnologica degli attrezzi da pesca. Questa relazione, nota come funzione di cattura di Schaefer, assume implicitamente che il tasso di cattura per unità di sforzo (CPUE, catch per unit effort) sia proporzionale alla biomassa:

$$CPUE = H/E = q \cdot x$$

L'equazione dinamica completa diventa:

$$dx/dt = r \cdot x \cdot (1 - x/K) - q \cdot E \cdot x$$

Questa equazione descrive il bilancio tra crescita biologica e rimozione antropica. La condizione di equilibrio si ottiene ponendo $dx/dt = 0$:

$$r \cdot x^* \cdot (1 - x^*/K) - q \cdot E \cdot x^* = 0$$

Assumendo $x^* \neq 0$ (equilibrio non banale):

$$r \cdot (1 - x^*/K) - q \cdot E = 0$$

Da cui:

$$x^* = K \cdot (1 - q \cdot E/r)$$

La biomassa di equilibrio decresce linearmente con lo sforzo di pesca. Quando $E = 0$ (nessuna pesca), si ha $x^* = K$. Quando lo sforzo raggiunge il valore critico $E_{max} = r/q$, la biomassa si annulla e la popolazione si estingue.

Il rendimento sostenibile (sustainable yield) Y è la cattura che può essere mantenuta indefinitamente allo stato di equilibrio:

$$Y(E) = q \cdot E \cdot x^* = q \cdot E \cdot K \cdot (1 - q \cdot E/r)$$

$$Y(E) = q \cdot K \cdot E - (q^2 \cdot K/r) \cdot E^2$$

Questa è una funzione parabolica dello sforzo di pesca. Per trovare il rendimento massimo sostenibile (MSY, maximum sustainable yield), deriviamo rispetto a E e poniamo la derivata uguale a zero:

$$dY/dE = q \cdot K - 2 \cdot (q^2 \cdot K/r) \cdot E = 0$$

$$E_{MSY} = r/(2 \cdot q)$$

Sostituendo questo valore nell'espressione del rendimento:

$$Y_{MSY} = q \cdot K \cdot [r/(2 \cdot q)] - (q^2 \cdot K/r) \cdot [r/(2 \cdot q)]^2$$

$$Y_{MSY} = (r \cdot K)/2 - (q^2 \cdot K/r) \cdot (r^2)/(4 \cdot q^2)$$

$$Y_{MSY} = (r \cdot K)/2 - (r \cdot K)/4$$

$$Y_{MSY} = (r \cdot K)/4$$

La biomassa corrispondente al MSY è:

$$x_{MSY} = K \cdot (1 - q \cdot E_{MSY}/r) = K \cdot (1 - 1/2) = K/2$$

Questo risultato ha un'interpretazione ecologica importante: il rendimento massimo sostenibile si ottiene mantenendo la popolazione esattamente a metà della capacità portante, corrispondente al punto di massima crescita assoluta della curva logistica.

Sezione 4.2: Analisi Economica: Profitto e Equilibrio Bioeconomico

L'aspetto economico dello sfruttamento delle risorse introduce ulteriori considerazioni. Definiamo il profitto economico π come la differenza tra ricavi e costi. Se p è il prezzo per unità di biomassa catturata e c il costo per unità di sforzo, il profitto istantaneo è:

$$\pi = p \cdot H - c \cdot E = p \cdot q \cdot E \cdot x - c \cdot E = E \cdot (p \cdot q \cdot x - c)$$

In un regime di accesso libero (open access), lo sforzo di pesca tende ad aumentare finché il profitto non si annulla. L'equilibrio di accesso libero si verifica quando:

$$\pi = 0$$

Quindi:

$$p \cdot q \cdot x_{OA} - c = 0$$

$$x_{OA} = c/(p \cdot q)$$

La biomassa di equilibrio in accesso libero dipende unicamente dal rapporto tra costi e ricavi, ed è indipendente dai parametri biologici r e K. Questo può portare a una sovrappesca se $c/(p \cdot q)$ è sufficientemente piccolo.

Lo sforzo corrispondente si ottiene dalla condizione di equilibrio biologico:

$x_{OA} = K \cdot (1 - q \cdot E_{OA}/r)$

$c/(p \cdot q) = K \cdot (1 - q \cdot E_{OA}/r)$

$c/(p \cdot q \cdot K) = 1 - q \cdot E_{OA}/r$

$q \cdot E_{OA}/r = 1 - c/(p \cdot q \cdot K)$

$E_{OA} = (r/q) \cdot [1 - c/(p \cdot q \cdot K)]$

$E_{OA} = r/q - c/(p \cdot K)$

Confrontando E_{OA} con $E_{MSY} = r/(2 \cdot q)$, vediamo che l'equilibrio di accesso libero comporta generalmente uno sforzo eccessivo rispetto al MSY, a meno che i costi non siano sufficientemente elevati.

Sezione 4.3: Gestione Ottimale e Teoria del Controllo

Dal punto di vista della gestione ottimale delle risorse, l'obiettivo non è necessariamente massimizzare il rendimento biologico, ma piuttosto ottimizzare un criterio economico che tenga conto del valore temporale del denaro. Utilizzando la teoria del controllo ottimale, possiamo formulare il problema come la massimizzazione del valore attuale netto dei profitti futuri:

$\max \int_0^{\infty} [p \cdot q \cdot E(t) \cdot x(t) - c \cdot E(t)] \cdot \exp(-\delta \cdot t)\, dt$

soggetto al vincolo dinamico:

$dx/dt = r \cdot x \cdot (1 - x/K) - q \cdot E \cdot x$

dove δ è il tasso di sconto temporale, che riflette la preferenza temporale e il costo opportunità del capitale.

Questo è un problema di calcolo delle variazioni con vincolo dinamico. Introduciamo la variabile costate (o moltiplicatore di Lagrange dinamico) $\lambda(t)$, che rappresenta il valore ombra (shadow price) della risorsa. L'Hamiltoniano del sistema è:

$H = [p \cdot q \cdot E \cdot x - c \cdot E] \cdot \exp(-\delta \cdot t) + \lambda \cdot [r \cdot x \cdot (1 - x/K) - q \cdot E \cdot x]$

Le condizioni necessarie per l'ottimalità, derivate dal principio del massimo di Pontryagin, sono:

1. Equazione di stato: $dx/dt = \partial H/\partial \lambda = r \cdot x \cdot (1 - x/K) - q \cdot E \cdot x$
2. Equazione costate: $d\lambda/dt = -\partial H/\partial x = -[p \cdot q \cdot E \cdot \exp(-\delta \cdot t) + \lambda \cdot r \cdot (1 - 2 \cdot x/K) - \lambda \cdot q \cdot E]$
3. Condizione di massimizzazione rispetto al controllo E: $\partial H/\partial E = [p \cdot q \cdot x - c] \cdot \exp(-\delta \cdot t) - \lambda \cdot q \cdot x = 0$

Dalla terza condizione:

$\lambda = [p - c/(q \cdot x)] \cdot \exp(-\delta \cdot t)$

Questa relazione stabilisce che il valore ombra della risorsa è legato al profitto marginale attualizzato.

Per trovare l'equilibrio stazionario ottimale (steady state), poniamo $dx/dt = 0$ e $d\lambda/dt = 0$. Dalla condizione $d\lambda/dt = 0$:

$$0 = -[p \cdot q \cdot E \cdot \exp(-\delta \cdot t) + \lambda \cdot r \cdot (1 - 2 \cdot x/K) - \lambda \cdot q \cdot E]$$

Sostituendo l'espressione di λ:

$$0 = -p \cdot q \cdot E \cdot \exp(-\delta \cdot t) - [p - c/(q \cdot x)] \cdot \exp(-\delta \cdot t) \cdot r \cdot (1 - 2 \cdot x/K) + [p - c/(q \cdot x)] \cdot \exp(-\delta \cdot t) \cdot q \cdot E$$

Dividendo per $\exp(-\delta \cdot t)$:

$$0 = -p \cdot q \cdot E - [p - c/(q \cdot x)] \cdot r \cdot (1 - 2 \cdot x/K) + [p - c/(q \cdot x)] \cdot q \cdot E$$

Raccogliendo E:

$$E \cdot \{-p \cdot q + [p - c/(q \cdot x)] \cdot q\} = [p - c/(q \cdot x)] \cdot r \cdot (1 - 2 \cdot x/K)$$

$$E \cdot q \cdot [-p + p - c/(q \cdot x)] = [p - c/(q \cdot x)] \cdot r \cdot (1 - 2 \cdot x/K)$$

$$E \cdot q \cdot [-c/(q \cdot x)] = [p - c/(q \cdot x)] \cdot r \cdot (1 - 2 \cdot x/K)$$

$$-c \cdot E/x = [p - c/(q \cdot x)] \cdot r \cdot (1 - 2 \cdot x/K)$$

Dalla condizione di equilibrio biologico $r \cdot x \cdot (1 - x/K) = q \cdot E \cdot x$, otteniamo:

$$E = [r \cdot (1 - x/K)]/q$$

Sostituendo:

$$-c \cdot [r \cdot (1 - x/K)]/(q \cdot x) = [p - c/(q \cdot x)] \cdot r \cdot (1 - 2 \cdot x/K)$$

Questa equazione implicitamente determina la biomassa ottimale x^*. In generale, x^* dipenderà dal tasso di sconto δ. Un risultato importante è che per $\delta \to 0$ (nessuno sconto temporale), la soluzione tende verso il MSY. Per δ elevato (forte preferenza per il presente), la biomassa ottimale è inferiore, riflettendo un maggiore sfruttamento immediato.

Sezione 4.4: Teoria dei Giochi e Tragedia dei Beni Comuni

Quando multiple entità pescano dalla stessa risorsa comune, emergono problematiche di teoria dei giochi che illustrano la celebre "tragedia dei beni comuni" descritta da Garrett Hardin nel 1968. Consideriamo n pescatori, ciascuno con sforzo E_i. La dinamica della risorsa diventa:

$$dx/dt = r \cdot x \cdot (1 - x/K) - q \cdot x \cdot \sum_{i=1}^{n} E_i$$

Il profitto del pescatore i è:

$$\pi_i = p \cdot q \cdot E_i \cdot x - c \cdot E_i$$

All'equilibrio di Nash (non cooperativo), ciascun pescatore massimizza il proprio profitto prendendo come dati gli sforzi degli altri. La condizione del primo ordine per il pescatore i è:

$$\partial \pi_i/\partial E_i = p \cdot q \cdot x + p \cdot q \cdot E_i \cdot (\partial x/\partial E_i) - c = 0$$

In un equilibrio simmetrico dove tutti i pescatori scelgono lo stesso sforzo E_N, e assumendo che all'equilibrio $dx/dt = 0$, possiamo approssimare l'effetto marginale di un incremento dello sforzo. Il pescatore individuale, essendo piccolo rispetto al totale (1/n), tende a ignorare l'effetto del proprio sforzo sulla biomassa totale ($\partial x/\partial E_i \approx 0$), ottenendo:

$p \cdot q \cdot x_N - c = 0$

$x_N = c/(p \cdot q)$

Questo è esattamente l'equilibrio di accesso libero! Anche con un numero finito di pescatori, se ciascuno agisce in modo non cooperativo, il risultato è la sovrappesca.

La soluzione cooperativa (sociale ottimale) richiederebbe invece di massimizzare il profitto totale:

$\Pi = \sum_{i=1}^{n} \pi_i = p \cdot q \cdot x \cdot \sum_{i=1}^{n} E_i - c \cdot \sum_{i=1}^{n} E_i = (p \cdot q \cdot x - c) \cdot E_tot$

dove $E_tot = n \cdot E$ in equilibrio simmetrico. La condizione del primo ordine ora include l'effetto sulla risorsa:

$\partial \Pi / \partial E_tot = p \cdot q \cdot x + p \cdot q \cdot E_tot \cdot (\partial x / \partial E_tot) - c = 0$

All'equilibrio stazionario biologico:

$\partial x / \partial E_tot = -q \cdot x / (r \cdot (1 - 2 \cdot x/K))$

Sostituendo:

$p \cdot q \cdot x - p \cdot q^2 \cdot E_tot \cdot x / (r \cdot (1 - 2 \cdot x/K)) - c = 0$

Poiché $E_tot = r \cdot (1 - x/K)/q$ all'equilibrio biologico:

$p \cdot q \cdot x - p \cdot q \cdot r \cdot (1 - x/K) \cdot x / (r \cdot (1 - 2 \cdot x/K)) - c = 0$

$p \cdot q \cdot x - p \cdot q \cdot x \cdot (1 - x/K)/(1 - 2 \cdot x/K) - c = 0$

Questa condizione generalmente porta a una biomassa cooperativa $x_C > x_N$, con minore sfruttamento complessivo.

Sezione 4.5: Incertezza Strutturale e Regole di Controllo della Raccolta (Harvest Control Rules)

L'intera trattazione delle Sezioni 4.1-4.4 assume che i parametri biologici r, K e q siano noti con certezza al gestore della risorsa. Nella pratica della gestione della pesca, questi parametri sono stimati da dati osservativi rumorosi e sono soggetti a revisione periodica, e la politica di gestione ottimale derivata nella Sezione 4.3 sotto l'assunzione di parametri noti può rivelarsi tutt'altro che ottimale, e talvolta francamente pericolosa, quando applicata meccanicamente in presenza di errore di stima.

Regole di Controllo della Raccolta a Retroazione

La pratica gestionale contemporanea ha in larga misura abbandonato l'approccio di calcolare uno sforzo o una cattura ottimale una tantum in favore di regole di controllo della raccolta (harvest control rules, HCR): funzioni predefinite che mappano lo stato stimato della risorsa (tipicamente la biomassa stimata $\hat{B}$ relativa a un riferimento biologico B_MSY) in una cattura o in uno sforzo di pesca raccomandato, aggiornate periodicamente man mano che nuove osservazioni diventano disponibili. Una forma ampiamente adottata è la regola "a soglia" (threshold o hockey-stick rule):

$F(\hat{B}) = F_MSY \cdot \min(1, \max(0, (\hat{B} - B_lim)/(B_MSY - B_lim)))$

dove F_MSY è il tasso di mortalità da pesca corrispondente al rendimento massimo sostenibile della Sezione 4.1, e $B_lim < B_MSY$ è un riferimento limite di biomassa: al di sotto di B_lim, la mortalità da pesca raccomandata è posta a zero (chiusura precauzionale della pesca); tra B_lim e B_MSY essa cresce linearmente; al di sopra di B_MSY resta costante a F_MSY. A differenza della politica bang-bang ottimale

della teoria del controllo classica (Sezione 4.3), che tratterebbe la biomassa stimata come nota con certezza, la rampa lineare della HCR introduce deliberatamente un margine di sicurezza: riducendo gradualmente la mortalità da pesca già prima che la biomassa raggiunga il riferimento limite, la regola assorbe l'errore di stima senza richiedere una chiusura totale improvvisa, che sarebbe sia economicamente destabilizzante sia, paradossalmente, più difficile da far rispettare politicamente rispetto a una riduzione graduale.

Valutazione della Strategia di Gestione (Management Strategy Evaluation)

La scelta dei parametri di una HCR — la posizione di B_lim, la pendenza della rampa, l'eventuale asimmetria nella velocità di riduzione rispetto a quella di recupero — non può essere ottimizzata analiticamente come nella Sezione 4.3, poiché deve essere robusta rispetto a un intero insieme di modelli biologici plausibili e di scenari di errore di osservazione, non solo rispetto a un singolo modello assunto vero. La procedura standard, nota come management strategy evaluation (MSE), consiste nel simulare l'intero sistema accoppiato — popolazione vera (simulata secondo diversi modelli biologici candidati, incluse forme funzionali alternative alla logistica della Sezione 4.1), processo di osservazione con errore (simulando la stima imperfetta di B a partire da dati di cattura e di sforzo rumorosi), e regola di controllo applicata alla biomassa stimata anziché a quella vera — ripetendo la simulazione migliaia di volte sotto diversi scenari e selezionando la regola di controllo che massimizza una funzione di performance (ad esempio la cattura media di lungo periodo) soggetta a un vincolo di rischio (ad esempio, probabilità inferiore al 5% che la biomassa scenda sotto B_lim in un orizzonte di proiezione di alcuni decenni), anziché la sola massimizzazione del valore atteso come nella teoria del controllo classica.

Connessione con la Teoria della Decisione Robusta

L'approccio HCR/MSE può essere letto come un'applicazione pratica, già anticipata concettualmente nella Sezione 14.4 a proposito dei criteri maximin e di minimizzazione del rimpianto, del principio più generale secondo cui, in presenza di incertezza strutturale sul modello vero del sistema, una politica robusta su un insieme di modelli plausibili è preferibile a una politica ottima calcolata su un singolo modello assunto vero con certezza, anche se quest'ultima avrebbe performance leggermente superiore nello scenario in cui il modello assunto risultasse effettivamente corretto. La differenza principale rispetto al criterio maximin puro è che la MSE non ottimizza per lo scenario peggiore in assoluto, ma bilancia esplicitamente performance media e rischio di coda tramite un vincolo probabilistico, un compromesso più vicino nello spirito alla teoria della decisione bayesiana con funzione di perdita asimmetrica che alla robustezza worst-case in senso stretto.

Nota Metodologica: I Limiti dell'Insieme di Scenari Testato

La robustezza offerta da una procedura di MSE è necessariamente limitata all'insieme di modelli biologici e di scenari di errore effettivamente inclusi nella simulazione: una HCR validata come robusta rispetto a un insieme predefinito di ipotesi sulla dinamica della popolazione (ad esempio diverse forme della relazione stock-recluta) può comunque comportarsi in modo imprevisto di fronte a un regime dinamico realmente diverso da tutti quelli testati — ad esempio un cambiamento di regime ambientale che alteri la capacità portante K stessa nel tempo, un fenomeno sempre più rilevante sotto cambiamento climatico e non sempre incluso nelle simulazioni MSE storiche costruite assumendo un ambiente stazionario. Questo limite non è un difetto specifico della metodologia MSE, ma una manifestazione generale del fatto che nessuna procedura di validazione contro un insieme finito di scenari può garantire robustezza contro scenari strutturalmente estranei all'insieme testato, un punto che va tenuto presente nell'interpretare la robustezza di una HCR validata come garanzia assoluta anziché come robustezza condizionata alle ipotesi esplicitamente considerate.

Capitolo Quinto: Modelli di Diffusione e Pattern Spaziali

Sezione 5.1: Equazioni di Reazione-Diffusione

La distribuzione spaziale degli organismi nell'ambiente è governata da processi di movimento (diffusione, dispersione, migrazione) combinati con dinamiche locali di crescita e interazione. Le equazioni di reazione-diffusione forniscono il framework matematico per descrivere questi fenomeni.

Consideriamo una popolazione la cui densità è descritta da una funzione $u(x,t)$ dove x rappresenta la posizione nello spazio (in una dimensione per semplicità) e t il tempo. Il movimento casuale degli individui può essere modellato mediante un processo diffusivo descritto dalla legge di Fick. Il flusso diffusivo J (numero di individui che attraversano un'unità di area per unità di tempo) è proporzionale al gradiente di concentrazione:

$$J = -D \cdot \partial u/\partial x$$

dove D è il coefficiente di diffusione (con dimensioni di lunghezza^2/tempo). Il segno negativo indica che il flusso va dalle regioni ad alta densità verso quelle a bassa densità.

L'equazione di continuità esprime la conservazione della massa:

$$\partial u/\partial t = -\partial J/\partial x + f(u)$$

dove $f(u)$ rappresenta il termine di reazione (crescita locale). Sostituendo l'espressione del flusso:

$$\partial u/\partial t = -\partial/\partial x(-D \cdot \partial u/\partial x) + f(u)$$

$$\partial u/\partial t = D \cdot \partial^2 u/\partial x^2 + f(u)$$

Questa è l'equazione di reazione-diffusione nella sua forma più generale. Per una popolazione con crescita logistica, $f(u) = r \cdot u \cdot (1 - u/K)$, ottenendo:

$$\partial u/\partial t = D \cdot \partial^2 u/\partial x^2 + r \cdot u \cdot (1 - u/K)$$

Questa equazione, nota come equazione di Fisher-Kolmogorov (dal lavoro di Ronald Fisher nel 1937 e di Andrey Kolmogorov con collaboratori nel 1937), descrive la propagazione di un fronte di invasione biologica.

Sezione 5.2: Analisi delle Onde Viaggianti

Una classe importante di soluzioni dell'equazione di Fisher-Kolmogorov è costituita dalle onde viaggianti (traveling waves), ovvero soluzioni della forma:

$$u(x,t) = U(\xi)$$

dove $\xi = x - c \cdot t$ è la coordinata mobile, con c la velocità dell'onda. L'onda si propaga nello spazio mantenendo la sua forma.

Sostituendo questa forma nell'equazione di Fisher-Kolmogorov:

$$\partial u/\partial t = \partial U/\partial \xi \cdot \partial \xi/\partial t = -c \cdot dU/d\xi$$

$$\partial^2 u/\partial x^2 = d^2 U/d\xi^2$$

L'equazione diventa un'equazione differenziale ordinaria:

$$-c \cdot dU/d\xi = D \cdot d^2 U/d\xi^2 + r \cdot U \cdot (1 - U/K)$$

Riorganizzando:

$$D \cdot d^2 U/d\xi^2 + c \cdot dU/d\xi + r \cdot U \cdot (1 - U/K) = 0$$

Questa è un'equazione differenziale ordinaria non lineare del secondo ordine. Per un'onda di invasione, cerchiamo soluzioni che connettano lo stato U = 0 (davanti all'onda) allo stato U = K (dietro l'onda), ovvero:

$U(-\infty) = K \; U(+\infty) = 0$

Introduciamo la variabile ausiliaria $V = dU/d\xi$, ottenendo un sistema di due equazioni del primo ordine:

$dU/d\xi = V \; dV/d\xi = -(c/D)\cdot V - (r/D)\cdot U\cdot(1 - U/K)$

Gli equilibri di questo sistema sono (U, V) = (0, 0) e (U, V) = (K, 0). L'analisi di stabilità mediante linearizzazione attorno a (0, 0) fornisce la matrice jacobiana:

$J_0 = |0 \; 1 \; | \; |-r/D \; -c/D \; |$

Gli autovalori sono le soluzioni di:

$\lambda^2 + (c/D)\cdot\lambda + r/D = 0$

$\lambda = [-(c/D) \pm \sqrt{((c/D)^2 - 4\cdot r/D)}]/2$

Per l'esistenza di un'onda viaggiante che connetta i due equilibri, è necessario che questi autovalori siano reali e di segno opposto, il che richiede:

$(c/D)^2 > 4\cdot r/D$

$c^2 > 4\cdot D\cdot r$

$c > 2\cdot\sqrt{(D\cdot r)}$

La velocità minima dell'onda è quindi:

$c_min = 2\cdot\sqrt{(D\cdot r)}$

Questa relazione notevole mostra che la velocità di propagazione aumenta con la radice quadrata sia del coefficiente di diffusione che del tasso di crescita. Biologicamente, popolazioni che si disperdono più rapidamente (D elevato) o crescono più velocemente (r elevato) invadono territori nuovi più velocemente.

Sezione 5.3: Instabilità di Turing e Formazione di Pattern

Nel 1952, Alan Turing pubblicò un articolo seminale intitolato "The Chemical Basis of Morphogenesis", in cui dimostrò che sistemi di reazione-diffusione possono spontaneamente sviluppare pattern spaziali periodici a partire da uno stato omogeneo, anche se le dinamiche puramente locali (senza diffusione) sono stabili. Questo meccanismo, noto come instabilità di Turing, è stato proposto come possibile spiegazione per la formazione di pattern in biologia dello sviluppo e in ecologia.

Consideriamo un sistema di due specie con diffusione:

$\partial u/\partial t = D_u\cdot\partial^2 u/\partial x^2 + f(u, v) \; \partial v/\partial t = D_v\cdot\partial^2 v/\partial x^2 + g(u, v)$

dove u e v sono le densità delle due specie, D_u e D_v i loro coefficienti di diffusione, e f, g descrivono le interazioni locali.

Supponiamo che il sistema senza diffusione abbia un equilibrio uniforme (u*, v*) che sia stabile. Linearizziamo attorno a questo equilibrio introducendo piccole perturbazioni:

$u(x, t) = u^* + \tilde{u}(x, t) \; v(x, t) = v^* + \tilde{v}(x, t)$

con ũ, ṽ piccoli. Sostituendo nell'equazione e trascurando termini non lineari:

$\partial\tilde{u}/\partial t = D_u \cdot \partial^2\tilde{u}/\partial x^2 + f_u \cdot \tilde{u} + f_v \cdot \tilde{v}$ $\partial\tilde{v}/\partial t = D_v \cdot \partial^2\tilde{v}/\partial x^2 + g_u \cdot \tilde{u} + g_v \cdot \tilde{v}$

dove $f_u = \partial f/\partial u|(u^*,v^*)$, eccetera sono le derivate parziali valutate all'equilibrio.

Cerchiamo soluzioni della forma:

$\tilde{u}(x, t) = A \cdot \exp(\lambda \cdot t) \cdot \cos(k \cdot x)$ $\tilde{v}(x, t) = B \cdot \exp(\lambda \cdot t) \cdot \cos(k \cdot x)$

dove k è il numero d'onda della perturbazione. Sostituendo:

$\lambda \cdot A \cdot \exp(\lambda \cdot t) \cdot \cos(k \cdot x) = -D_u \cdot k^2 \cdot A \cdot \exp(\lambda \cdot t) \cdot \cos(k \cdot x) + f_u \cdot A \cdot \exp(\lambda \cdot t) \cdot \cos(k \cdot x) + f_v \cdot B \cdot \exp(\lambda \cdot t) \cdot \cos(k \cdot x)$

$\lambda \cdot B \cdot \exp(\lambda \cdot t) \cdot \cos(k \cdot x) = -D_v \cdot k^2 \cdot B \cdot \exp(\lambda \cdot t) \cdot \cos(k \cdot x) + g_u \cdot A \cdot \exp(\lambda \cdot t) \cdot \cos(k \cdot x) + g_v \cdot B \cdot \exp(\lambda \cdot t) \cdot \cos(k \cdot x)$

Dividendo per $\exp(\lambda \cdot t) \cdot \cos(k \cdot x)$ e riorganizzando in forma matriciale:

$|\lambda - f_u + D_u \cdot k^2 \; -f_v \;| \; |A| \; |0| \; |-g_u \; \lambda - g_v + D_v \cdot k^2 \;| \; |B| = |0|$

Per avere soluzioni non banali, il determinante deve annullarsi:

$(\lambda - f_u + D_u \cdot k^2) \cdot (\lambda - g_v + D_v \cdot k^2) - f_v \cdot g_u = 0$

$\lambda^2 - \lambda \cdot (f_u + g_v - D_u \cdot k^2 - D_v \cdot k^2) + (f_u - D_u \cdot k^2) \cdot (g_v - D_v \cdot k^2) - f_v \cdot g_u = 0$

$\lambda^2 - \lambda \cdot [f_u + g_v - (D_u + D_v) \cdot k^2] + [f_u \cdot g_v - D_u \cdot k^2 \cdot g_v - D_v \cdot k^2 \cdot f_u + D_u \cdot D_v \cdot k^4 - f_v \cdot g_u] = 0$

Definiamo:

$T(k^2) = f_u + g_v - (D_u + D_v) \cdot k^2$ (traccia) $\Delta(k^2) = f_u \cdot g_v - f_v \cdot g_u - (D_u \cdot g_v + D_v \cdot f_u) \cdot k^2 + D_u \cdot D_v \cdot k^4$ (determinante)

Gli autovalori sono:

$\lambda = [T \pm \sqrt{(T^2 - 4 \cdot \Delta)}]/2$

Per l'instabilità di Turing, cerchiamo condizioni tali che:

1. Senza diffusione (k = 0), l'equilibrio è stabile: $T(0) < 0$ e $\Delta(0) > 0$
2. Con diffusione, per alcuni $k \neq 0$, almeno un autovalore ha parte reale positiva: $\mathrm{Re}(\lambda) > 0$

La condizione (1) richiede:

$f_u + g_v < 0$ (traccia della matrice jacobiana negativa) $f_u \cdot g_v - f_v \cdot g_u > 0$ (determinante positivo)

La condizione (2) può essere soddisfatta se $\Delta(k^2) < 0$ per alcuni k, perché in tal caso $\sqrt{(T^2 - 4 \cdot \Delta)} > |T|$, e poiché $T < 0$, si ha $\lambda_+ = [T + \sqrt{(T^2 - 4 \cdot \Delta)}]/2 > 0$.

Affinché $\Delta(k^2)$ possa diventare negativo, poiché $\Delta(0) > 0$ e il termine con k^4 è positivo, il coefficiente di k^2 deve essere negativo e sufficientemente grande:

$D_u \cdot g_v + D_v \cdot f_u > 0$

Combinando con le condizioni di stabilità locale, otteniamo le celebri condizioni di Turing:

$f_u + g_v < 0$ $f_u \cdot g_v - f_v \cdot g_u > 0$ $D_u \cdot g_v + D_v \cdot f_u > 0$ $(D_u \cdot g_v + D_v \cdot f_u)^2 > 4 \cdot D_u \cdot D_v \cdot (f_u \cdot g_v - f_v \cdot g_u)$

Un'interpretazione ecologica importante: affinché si formi un pattern, le due specie devono avere coefficienti di diffusione molto diversi. Tipicamente, una specie (l'attivatore) deve diffondere lentamente mentre l'altra (l'inibitore) diffonde rapidamente. Questo crea un meccanismo di "attivazione locale, inibizione a lungo raggio" che genera pattern spaziali periodici come macchie, strisce, o pattern più complessi.

Sezione 5.4: Selezione del Pattern: Analisi Debolmente Non Lineare ed Equazione di Ampiezza

L'analisi di stabilità lineare della Sezione 5.3 individua le condizioni sotto cui una perturbazione di numero d'onda k cresce esponenzialmente a partire dallo stato omogeneo, ma essendo un'analisi lineare, non può dire nulla sulla forma finale del pattern che emerge una volta che la crescita esponenziale satura per effetto delle non linearità del sistema originario. Rispondere a questa domanda — macchie, strisce, o pattern labirintici? — richiede di spingere l'analisi oltre l'ordine lineare.

L'Equazione di Ampiezza vicino alla Soglia di Turing

Nelle immediate vicinanze della soglia critica di Turing (il punto in cui un parametro di controllo, ad esempio il rapporto D_v/D_u, attraversa il valore critico oltre il quale $\Delta(k^2)$ diventa negativo per la prima volta, per un singolo numero d'onda critico k_c), l'ampiezza $A(t)$ del modo instabile cresce lentamente e la sua dinamica può essere derivata sistematicamente mediante uno sviluppo perturbativo (analisi debolmente non lineare) che tiene conto dei termini quadratici e cubici trascurati nella linearizzazione della Sezione 5.3. Il risultato generale, valido universalmente vicino a una biforcazione di questo tipo, è l'equazione di Ginzburg-Landau (o equazione di Stuart-Landau nella sua versione senza dipendenza spaziale dell'ampiezza):

$$dA/dt = \mu \cdot A - g \cdot A^3$$

dove μ misura la distanza dalla soglia critica (positivo sopra soglia) e $g > 0$ (per una biforcazione supercritica) determina l'ampiezza di saturazione finale $A^* = \sqrt{(\mu/g)}$. La forma di questa equazione universale è la stessa incontrata, in un contesto diverso, nell'analisi delle biforcazioni di Hopf del Capitolo Ventesimo, riflettendo il fatto che entrambi i fenomeni sono governati dalla stessa teoria generale delle biforcazioni vicino a una soglia di instabilità.

Interazioni Risonanti in Due Dimensioni: Macchie contro Strisce

In un dominio bidimensionale, il modo critico non è un singolo numero d'onda scalare k_c ma un intero cerchio di vettori d'onda di modulo $|k| = k_c$ e orientazione arbitraria nel piano. La selezione tra pattern a strisce (dominati da un'unica orientazione) e pattern a macchie esagonali (dominati da una combinazione di tre orientazioni a 120° l'una dall'altra) è determinata dai termini quadratici dell'espansione non lineare, assenti nel caso unidimensionale: se l'espansione di $f(u,v)$ e $g(u,v)$ attorno all'equilibrio contiene termini quadratici non nulli (asimmetria tra attivazione e inibizione), questi generano un'interazione risonante tra tre vettori d'onda a 120° la cui somma vettoriale è nulla, favorendo pattern esagonali; se i termini quadratici si annullano per ragioni di simmetria del sistema, la selezione avviene solo all'ordine cubico successivo, che tipicamente favorisce le strisce. Questo spiega perché sistemi ecologici e chimici realistici, in cui una simmetria esatta tra attivazione e inibizione è l'eccezione piuttosto che la norma, mostrino più comunemente pattern a macchie o miste piuttosto che pattern a strisce puri, salvo in prossimità di bordi del dominio o di gradienti ambientali sottostanti che rompono l'isotropia del sistema e favoriscono un'orientazione preferenziale.

Applicazione: Pattern di Vegetazione nelle Zone Aride

Un'applicazione ecologica di particolare rilievo di questa teoria è lo studio dei pattern di vegetazione periodica osservati in numerosi ecosistemi aridi e semi-aridi (dalle “tiger bush” del Sahel alle formazioni a

bande della Somalia), in cui la vegetazione forma macchie, bande o labirinti a scale spaziali di decine di metri. Modelli del tipo Klausmeier, che accoppiano la biomassa vegetale a un secondo campo di acqua superficiale disponibile con diffusione differenziale e con un termine di trasporto avvettivo lungo la pendenza del terreno, riproducono la sequenza empiricamente osservata di transizioni macchie → bande → pattern labirintici al decrescere della piovosità media, un fenomeno interpretabile nella cornice qui sviluppata come un progressivo spostamento del sistema attraverso diverse regioni del diagramma di selezione del pattern al variare del parametro di controllo climatico. Poiché la transizione dal pattern a macchie regolari alla vegetazione uniforme (o, al contrario, al suolo nudo uniforme) può avvenire attraverso un collasso brusco piuttosto che graduale, questi pattern sono stati proposti come indicatori precoci di desertificazione imminente, un'applicazione diretta della teoria dei segnali di allerta precoce già incontrata, in un contesto differente, nell'analisi delle transizioni di fase del Capitolo Ventiquattresimo.

Nota Metodologica: Distinguere un Meccanismo di Turing da Pattern Esogeni

Un pattern spaziale periodico osservato in natura non implica automaticamente un meccanismo di Turing endogeno: la stessa periodicità può derivare da eterogeneità ambientale preesistente e già periodica (variazioni del suolo, microtopografia) che il sistema biologico limita a rispecchiare passivamente, senza alcuna instabilità endogena. La distinzione empirica tra le due ipotesi richiede evidenza indipendente dalla sola geometria del pattern osservato: la dimostrazione di scale caratteristiche di diffusione e reazione compatibili quantitativamente con la lunghezza d'onda osservata, l'assenza di corrispondenza tra il pattern biologico e mappe indipendenti di eterogeneità ambientale sottostante, oppure, quando praticabile, la manipolazione sperimentale diretta dei parametri del sistema per verificare che il pattern risponda nella direzione qualitativamente predetta dalla teoria (ad esempio la transizione macchie-bande-labirinti al variare della piovosità media). In assenza di questa evidenza aggiuntiva, l'attribuzione di un pattern osservato a un meccanismo di Turing resta un'ipotesi plausibile ma non dimostrata.

Parte III: Metapopolazioni, Stocasticità e Dinamica dell'Estinzione

Capitolo Sesto: Teoria delle Metapopolazioni

Sezione 6.1: Il Modello Classico di Levins

La frammentazione degli habitat è uno dei fenomeni ecologici più pervasivi nell'era dell'antropocene. Le popolazioni naturali non esistono più come entità continue distribuite uniformemente nello spazio, ma piuttosto come insiemi di sottopopolazioni locali (patches) interconnesse dalla dispersione. Richard Levins introdusse nel 1969 un framework matematico elegante per descrivere queste metapopolazioni.

Il modello di Levins considera un numero elevato di patches identici, ciascuno dei quali può essere occupato o vuoto. Definiamo p(t) come la frazione di patches occupati al tempo t. La dinamica della metapopolazione è governata da due processi contrastanti: la colonizzazione di patches vuoti da parte di individui provenienti da patches occupati, e l'estinzione locale di sottopopolazioni.

Il tasso di colonizzazione è assunto proporzionale sia alla frazione di patches occupati (fonte di colonizzatori) sia alla frazione di patches vuoti (target della colonizzazione):

Tasso di colonizzazione = $c \cdot p \cdot (1 - p)$

dove c è il coefficiente di colonizzazione. Il termine (1 - p) rappresenta la frazione di patches vuoti disponibili.

Il tasso di estinzione locale è semplicemente proporzionale alla frazione di patches occupati:

Tasso di estinzione = $e \cdot p$

dove e è il tasso di estinzione per patch.

L'equazione differenziale che descrive la dinamica della metapopolazione è:

$dp/dt = c \cdot p \cdot (1 - p) - e \cdot p$

Riorganizzando:

$dp/dt = p \cdot [c \cdot (1 - p) - e]$

$dp/dt = p \cdot [c - c \cdot p - e]$

$dp/dt = p \cdot [(c - e) - c \cdot p]$

Questa equazione ha la stessa struttura di un modello logistico. Gli equilibri si trovano ponendo $dp/dt = 0$:

$p^* \cdot [(c - e) - c \cdot p^*] = 0$

Soluzioni: $p^* = 0$ oppure $(c - e) - c \cdot p^* = 0$.

Dal secondo caso:

$p^* = (c - e)/c = 1 - e/c$

L'equilibrio non banale esiste ed è positivo solo se $c > e$, ovvero se il tasso di colonizzazione supera il tasso di estinzione. Questa condizione critica determina la persistenza o l'estinzione della metapopolazione.

L'analisi di stabilità procede calcolando la derivata dp/dt rispetto a p:

$d/dp[p \cdot ((c - e) - c \cdot p)] = (c - e) - 2 \cdot c \cdot p$

Per l'equilibrio $p^* = 0$:

$(d/dp\ dp/dt)|_{p^*=0} = c - e$

Se $c > e$, l'equilibrio di estinzione è instabile (come desiderato).

Per l'equilibrio $p^* = 1 - e/c$:

$(d/dp\ dp/dt)|_{p^*} = (c - e) - 2 \cdot c \cdot (1 - e/c) = c - e - 2 \cdot c + 2 \cdot e = -c + e = -(c - e)$

Poiché $c > e$, questa derivata è negativa e l'equilibrio di coesistenza è asintoticamente stabile.

Sezione 6.2: Modelli Strutturati: Metapopolazioni con Eterogeneità Spaziale

Il modello di Levins assume che tutti i patches siano identici e che la colonizzazione avvenga in modo non spazialmente esplicito. Una generalizzazione importante considera patches con caratteristiche diverse. Supponiamo di avere due tipi di patches: patches di alta qualità (H) e patches di bassa qualità (L), con frazioni p_H e p_L occupate rispettivamente.

La dinamica diventa un sistema accoppiato:

$dp_H/dt = c_H \cdot (f_H \cdot p_H + f_L \cdot p_L) \cdot (1 - p_H) - e_H \cdot p_H$ $dp_L/dt = c_L \cdot (f_H \cdot p_H + f_L \cdot p_L) \cdot (1 - p_L) - e_L \cdot p_L$

dove c_H e c_L sono i tassi di colonizzazione nei due tipi di patches, e_H e e_L i tassi di estinzione, mentre f_H e f_L rappresentano i contributi relativi dei due tipi di patches alla produzione di dispersori.

Questo sistema può essere analizzato mediante tecniche di sistemi dinamici, calcolando gli equilibri e la matrice jacobiana. Un risultato interessante è che l'esistenza della metapopolazione può dipendere dalla presenza di patches di rifugio (alta qualità, bassa estinzione) anche se questi sono numericamente rari.

Sezione 6.3: Modelli Spazialmente Espliciti e Automi Cellulari

Per catturare la struttura spaziale esplicita dell'habitat, possiamo utilizzare modelli basati su automi cellulari. Consideriamo una griglia bidimensionale dove ciascuna cella rappresenta un patch. Lo stato di ciascuna cella i al tempo t è $s_i(t) \in \{0, 1\}$, dove 0 indica vuoto e 1 indica occupato.

Le regole di transizione possono essere formulate probabilisticamente:

$P(s_i(t+1) = 1 \mid s_i(t) = 0) = c \cdot [\text{numero di vicini occupati}]/[\text{numero totale di vicini}]$

$P(s_i(t+1) = 0 \mid s_i(t) = 1) = e$

La prima regola modella la colonizzazione come funzione del numero di patches occupati nel vicinato (generalmente i 4 o 8 vicini più prossimi in una griglia quadrata). La seconda modella l'estinzione locale indipendente.

L'analisi di questi modelli è tipicamente computazionale, ma tecniche di approssimazione di campo medio (mean-field approximation) permettono di derivare equazioni differenziali che catturano il comportamento aggregato. In approssimazione di campo medio, assumiamo che la probabilità che un patch sia occupato sia indipendente dallo stato dei vicini (trascurando correlazioni spaziali). Se ciascun patch ha z vicini, l'equazione di campo medio è:

$dp/dt = c \cdot z \cdot p \cdot (1 - p) - e \cdot p$

che è formalmente identica al modello di Levins con c sostituito da $c \cdot z$.

Tuttavia, le correlazioni spaziali possono essere importanti. Un approccio più sofisticato è l'approssimazione di coppie (pair approximation), che tiene conto della probabilità che due patches vicini siano entrambi occupati. Definiamo:

p = frazione di patches occupati (probabilità che un patch sia occupato) p_{11} = probabilità che una coppia di patches vicini sia entrambi occupati

Le equazioni dinamiche diventano:

$dp/dt = c \cdot z \cdot p_{11}/p \cdot (1 - p) - e \cdot p$

$dp_{11}/dt = \ldots$ (equazione più complessa che coinvolge probabilità di triplette)

Questo approccio gerarchico può essere esteso a ordini superiori, ma rapidamente diventa intrattabile senza chiusure approssimate.

Sezione 6.4: L'Effetto Soccorso e il Modello a Connettività Esplicita di Hanski

Il modello di Levins tratta tutti i patches come identici e assume l'indipendenza delle estinzioni locali dalla configurazione spaziale della metapopolazione: un patch occupato ha lo stesso tasso di estinzione e sia esso circondato da molti vicini occupati sia esso isolato. Questa assunzione trascura un fenomeno osservato ripetutamente sul campo, l'effetto soccorso (rescue effect): l'immigrazione continua da patches vicini occupati riduce la probabilità di estinzione locale, sostenendo popolazioni che altrimenti si

estinguerebbero per deriva demografica. Ilkka Hanski formalizzò negli anni novanta un'estensione del framework di Levins, nota come incidence function model (IFM), che incorpora esplicitamente sia l'effetto soccorso sia l'eterogeneità di area e posizione spaziale dei patches.

Formalizzazione: Connettività, Colonizzazione ed Estinzione Dipendenti dall'Area

Nel modello IFM, ciascun patch i è caratterizzato da un'area A_i e da una posizione spaziale. Il tasso di estinzione locale non è più costante ma decresce con l'area del patch, riflettendo il fatto che popolazioni più numerose (sostenute da patches più grandi) sono meno vulnerabili alla deriva demografica:

$$e_i = \min(1, e_0 / A_i^{\xi})$$

dove e_0 e $\xi > 0$ sono parametri specie-specifici. La connettività del patch i, che misura l'input potenziale di immigranti da tutti i patches occupati $j \neq i$, è definita come somma pesata dalla distanza e dall'area sorgente:

$$S_i = \sum_{j \neq i} p_j \cdot \exp(-\alpha \cdot d_{ij}) \cdot A_j^b$$

dove $p_j \in \{0,1\}$ indica se il patch j è occupato, d_{ij} è la distanza tra i patches i e j, α governa il decadimento della dispersione con la distanza (l'inverso della distanza media di dispersione), e b regola il contributo dell'area sorgente alla produzione di dispersori. La probabilità di colonizzazione del patch i vuoto in un dato intervallo di tempo è una funzione crescente e saturante della connettività:

$$C_i = S_i^2 / (S_i^2 + y^2)$$

dove y è un parametro di scala. Questa forma funzionale a sigmoide riflette il fatto che, oltre una certa soglia di connettività, l'aggiunta di ulteriori immigranti potenziali produce un incremento marginale decrescente nella probabilità di colonizzazione effettiva — un effetto soccorso saturante analogo, sul lato della colonizzazione, a quello che l'area introduce sul lato dell'estinzione.

Un Sistema a Due Patches: Soluzione Analitica

Per illustrare come l'effetto soccorso modifichi qualitativamente la dinamica rispetto al modello di Levins, si consideri il caso più semplice possibile: due patches identici di area A, distanza reciproca d, con probabilità di occupazione p_1 e p_2. In questo sistema a due stati, la connettività del patch 1 quando il patch 2 è occupato è semplicemente $S = A^b \cdot \exp(-\alpha d)$, una costante indipendente dallo stato di p_1. Il sistema può essere descritto da una catena di Markov a quattro stati (entrambi vuoti, solo 1 occupato, solo 2 occupato, entrambi occupati). Il punto qualitativamente rilevante è che, quando entrambi i patches sono occupati, il tasso di estinzione effettivo di ciascuno è ridotto rispetto al caso di isolamento, perché la ricolonizzazione immediata a seguito di un'estinzione locale è più probabile: il sistema tende a trascorrere più tempo nello stato "entrambi occupati" di quanto previsto da un modello che tratti le due estinzioni come eventi indipendenti. Questo è precisamente l'effetto soccorso: la correlazione positiva tra gli stati di occupazione dei patches vicini, generata dal flusso di immigranti, stabilizza la metapopolazione rispetto al caso non correlato.

La Capacità di Metapopolazione di Hanski-Ovaskainen

Per reti di patches con configurazione spaziale arbitraria, Hanski e Ovaskainen (2000) dimostrarono un risultato di notevole eleganza: la persistenza a lungo termine della metapopolazione è governata, in prima approssimazione, da un singolo numero — l'autovalore dominante λ_M di una matrice di connettività M, i cui elementi sono:

$$M_{ij} = \exp(-\alpha \cdot d_{ij}) \cdot A_i^b \cdot A_j^{\xi} \quad (\text{per } i \neq j;\ M_{ii} = 0)$$

Questa quantità, detta capacità di metapopolazione, sintetizza in un unico numero l'effetto combinato della configurazione spaziale dell'intera rete di patches — la loro area, la loro posizione reciproca, la

portata della dispersione — su un'unica soglia critica di persistenza, analoga alla condizione c > e del modello di Levins:

$\lambda_M > e_0 / c$

dove c è un parametro di colonizzazione specie-specifico. Se questa condizione è soddisfatta, la metapopolazione persiste in equilibrio stocastico quasi-stazionario; se non è soddisfatta, la rete decade verso l'estinzione anche se, istantaneamente, molti patches risultano occupati. Il valore pratico di questo risultato è che λ_M può essere calcolato direttamente da una mappa della configurazione spaziale dell'habitat, senza necessità di osservare la dinamica temporale della metapopolazione, rendendolo uno strumento diagnostico per la pianificazione della conservazione: la rimozione o l'aggiunta di un singolo patch può essere valutata in termini del suo contributo a λ_M, permettendo di identificare i patches "chiave di volta" la cui perdita farebbe collassare la rete sotto la soglia critica anche se la loro area individuale è modesta.

Nota Metodologica: Il Dualismo Patch-Matrice e i Suoi Limiti

L'intero apparato del modello IFM, così come quello di Levins da cui deriva, poggia su una assunzione di fondo — la dicotomia netta tra patch di habitat idoneo e matrice circostante completamente inospitale — che numerosi ecologi del paesaggio hanno criticato come una semplificazione eccessiva. Nei paesaggi reali, la matrice è quasi sempre eterogenea ed esercita una resistenza variabile al movimento degli organismi, il che rende la distanza euclidea d_{ij} un proxy imperfetto della distanza funzionale effettivamente percepita dagli individui in dispersione. Le estensioni più recenti del framework, basate sulla teoria dei circuiti elettrici o su modelli di resistenza del paesaggio, sostituiscono d_{ij} con una distanza di costo calcolata su una superficie di resistenza esplicita; questi sviluppi non vengono formalizzati qui, ma il lettore deve tenere presente che ogni applicazione empirica dell'IFM alla pianificazione della conservazione eredita, insieme all'eleganza analitica del modello, anche i limiti concettuali della sua assunzione patch-matrice di partenza.

Capitolo Settimo: Dinamica Stocastica e Processi di Estinzione

Sezione 7.1: Modelli Stocastici di Nascita e Morte

I modelli deterministici basati su equazioni differenziali ordinarie o parziali forniscono una descrizione accurata per popolazioni di grandi dimensioni dove le fluttuazioni casuali sono relativamente piccole. Tuttavia, per popolazioni piccole, la stocasticità demografica (le variazioni casuali nei tassi di nascita e morte) può avere effetti drammatici, incluso il rischio di estinzione anche per popolazioni con tasso di crescita medio positivo.

Il processo stocastico più semplice per descrivere la dinamica di popolazione è il processo di nascita e morte puro. Consideriamo una popolazione con $N(t)$ individui al tempo t. In un intervallo di tempo infinitesimo dt, possono verificarsi i seguenti eventi:

- Nascita: $N \to N + 1$ con probabilità $\lambda(N) \cdot dt$
- Morte: $N \to N - 1$ con probabilità $\mu(N) \cdot dt$
- Nessun evento: probabilità $1 - [\lambda(N) + \mu(N)] \cdot dt$

dove $\lambda(N)$ è il tasso di nascita dipendente dalla popolazione e $\mu(N)$ il tasso di morte.

La probabilità $P_N(t)$ che la popolazione abbia esattamente N individui al tempo t soddisfa l'equazione maestra (master equation):

$$dP_N/dt = \lambda(N-1) \cdot P_{N-1}(t) + \mu(N+1) \cdot P_{N+1}(t) - [\lambda(N) + \mu(N)] \cdot P_N(t)$$

Il primo termine rappresenta la probabilità di raggiungere lo stato N tramite una nascita dallo stato N-1, il secondo tramite una morte dallo stato N+1, mentre il terzo rappresenta la perdita di probabilità dovuta a transizioni da N ad altri stati.

Per il processo di nascita e morte puro più semplice, con tassi costanti:

$\lambda(N) = \lambda \cdot N$ (tasso di nascita proporzionale alla popolazione) $\mu(N) = \mu \cdot N$ (tasso di morte proporzionale alla popolazione)

L'equazione maestra diventa:

$dP_N/dt = \lambda \cdot (N-1) \cdot P_{N-1}(t) + \mu \cdot (N+1) \cdot P_{N+1}(t) - (\lambda + \mu) \cdot N \cdot P_N(t)$

Sezione 7.2: Momenti e Approssimazione Diffusiva

Invece di risolvere l'intera distribuzione di probabilità, spesso ci interessano i momenti, in particolare il valore atteso E[N(t)] e la varianza Var[N(t)].

Il valore atteso si calcola come:

$E[N(t)] = \sum_{N=0}^{\infty} N \cdot P_N(t)$

Moltiplicando l'equazione maestra per N e sommando:

$dE[N]/dt = \sum_{N=0}^{\infty} N \cdot dP_N/dt$

$= \sum_{N=0}^{\infty} N \cdot [\lambda \cdot (N-1) \cdot P_{N-1} + \mu \cdot (N+1) \cdot P_{N+1} - (\lambda + \mu) \cdot N \cdot P_N]$

Effettuando le somme (con opportuni cambi di indice):

$dE[N]/dt = \lambda \cdot \sum_{N=0}^{\infty} N \cdot (N-1) \cdot P_{N-1} + \mu \cdot \sum_{N=0}^{\infty} N \cdot (N+1) \cdot P_{N+1} - (\lambda + \mu) \cdot \sum_{N=0}^{\infty} N^2 \cdot P_N$

Cambiando indice (M = N-1 nella prima somma, M = N+1 nella seconda):

$dE[N]/dt = \lambda \cdot \sum_{M=0}^{\infty} (M+1) \cdot M \cdot P_M + \mu \cdot \sum_{M=0}^{\infty} (M-1) \cdot M \cdot P_M - (\lambda + \mu) \cdot E[N^2]$

$= \lambda \cdot [E[N^2] + E[N]] + \mu \cdot [E[N^2] - E[N]] - (\lambda + \mu) \cdot E[N^2]$

$= \lambda \cdot E[N] + \lambda \cdot E[N^2] + \mu \cdot E[N^2] - \mu \cdot E[N] - \lambda \cdot E[N^2] - \mu \cdot E[N^2]$

$= (\lambda - \mu) \cdot E[N]$

Quindi l'equazione per il valore atteso è:

$dE[N]/dt = (\lambda - \mu) \cdot E[N]$

che ha soluzione:

$E[N(t)] = N_0 \cdot \exp[(\lambda - \mu) \cdot t]$

dove $N_0 = E[N(0)]$ è la popolazione iniziale. Questo corrisponde esattamente alla crescita esponenziale malthusiana con $r = \lambda - \mu$.

Per la varianza, il calcolo è più elaborato ma si ottiene:

$dVar[N]/dt = (\lambda + \mu) \cdot E[N] + 2 \cdot (\lambda - \mu) \cdot Var[N]$

Per il processo lineare di nascita-morte, questa equazione può essere risolta esplicitamente. Un risultato importante è che la varianza cresce nel tempo, riflettendo l'accumulo di fluttuazioni stocastiche.

Sezione 7.3: Tempo di Estinzione e Teoria del First Passage

Una questione fondamentale nella biologia della conservazione è determinare il tempo medio di estinzione di una popolazione soggetta a fluttuazioni stocastiche. Definiamo T_N come il tempo medio di estinzione (tempo fino a raggiungere lo stato N = 0) partendo da N individui.

Per un processo di nascita e morte, T_N soddisfa un'equazione di ricorrenza che può essere derivata considerando il primo passo del processo. In un tempo dt:

$$T_N = dt + \lambda(N)\cdot dt\cdot T_{N+1} + \mu(N)\cdot dt\cdot T_{N-1} + [1 - \lambda(N)\cdot dt - \mu(N)\cdot dt]\cdot T_N$$

Riorganizzando:

$$T_N - T_N + \lambda(N)\cdot dt\cdot T_N + \mu(N)\cdot dt\cdot T_N = dt + \lambda(N)\cdot dt\cdot T_{N+1} + \mu(N)\cdot dt\cdot T_{N-1}$$

$$[\lambda(N) + \mu(N)]\cdot T_N = 1 + \lambda(N)\cdot T_{N+1} + \mu(N)\cdot T_{N-1}$$

Dividendo per dt (formalmente):

$$\lambda(N)\cdot T_{N+1} + \mu(N)\cdot T_{N-1} - [\lambda(N) + \mu(N)]\cdot T_N = -1$$

Questa è un'equazione alle differenze del secondo ordine con condizioni al contorno $T_0 = 0$ (se la popolazione è già estinta, il tempo di estinzione è zero).

Per il caso particolare $\lambda(N) = \lambda\cdot N$ e $\mu(N) = \mu\cdot N$ con $\lambda < \mu$ (popolazione sub-critica, destinata all'estinzione), la soluzione esplicita è:

$$T_N = 1/(\mu - \lambda)\cdot \sum_{k=1}^{N} [1/(k\cdot \rho^k)]$$

dove $\rho = \lambda/\mu < 1$. Per N grande:

$$T_N \approx 1/[(\mu - \lambda)\cdot N\cdot \rho^N]$$

Questo mostra che il tempo di estinzione cresce molto rapidamente (quasi esponenzialmente) con la dimensione iniziale della popolazione per una popolazione sub-critica.

Per una popolazione super-critica ($\lambda > \mu$), il tempo medio di estinzione diverge (la popolazione ha probabilità positiva di non estinguersi mai), ma la probabilità di estinzione partendo da N individui può essere calcolata. Definendo u_N come la probabilità di estinzione finale partendo da N individui, si ha:

$$u_N = \mu(N)/(\lambda(N) + \mu(N))\cdot u_{N-1} + \lambda(N)/(\lambda(N) + \mu(N))\cdot u_{N+1}$$

con $u_0 = 1$. Per il processo lineare, la soluzione è:

$$u_N = (\mu/\lambda)^N = \rho^N$$

Se $\rho < 1$ (popolazione super-critica), $u_N \to 0$ per $N \to \infty$, confermando che popolazioni grandi hanno bassa probabilità di estinzione. Tuttavia, $u_1 = \rho > 0$, indicando che anche in una popolazione in crescita esiste sempre una probabilità non nulla che una singola famiglia si estingua.

Sezione 7.4: Stocasticità Ambientale e Modello di Moran

La stocasticità demografica deriva da eventi casuali a livello individuale, ma le popolazioni sono anche soggette a stocasticità ambientale: fluttuazioni nei parametri vitali causate da variazioni imprevedibili dell'ambiente (clima, risorse, disturbi).

Un modello classico che incorpora la stocasticità ambientale è il modello di Moran modificato. Consideriamo una popolazione in un ambiente fluttuante dove il tasso di crescita intrinseco r oscilla nel tempo attorno a un valor medio $\bar{r}$:

$$r(t) = \bar{r} + \sigma \cdot \xi(t)$$

dove σ è l'intensità del rumore ambientale e $\xi(t)$ è un processo stocastico (tipicamente rumore bianco gaussiano con media zero e varianza unitaria).

Per una popolazione descritta dalla dinamica logistica stocastica:

$$dx/dt = r(t) \cdot x \cdot (1 - x/K)$$

o in forma di equazione differenziale stocastica (SDE):

$$dx = \bar{r} \cdot x \cdot (1 - x/K) \cdot dt + \sigma \cdot x \cdot (1 - x/K) \cdot dW(t)$$

dove $dW(t)$ è l'incremento di un processo di Wiener (moto browniano).

L'analisi di questa equazione differenziale stocastica richiede il calcolo di Itô. Applicando il lemma di Itô alla funzione $\ln(x)$:

$$d(\ln x) = (1/x) \cdot dx - (1/2) \cdot (1/x^2) \cdot (dx)^2$$

Sostituendo l'espressione di dx:

$$d(\ln x) = [\bar{r} \cdot (1 - x/K) - (\sigma^2/2) \cdot (1 - x/K)^2] \cdot dt + \sigma \cdot (1 - x/K) \cdot dW$$

Il termine deterministico contiene un fattore correttivo $-\sigma^2/2 \cdot (1 - x/K)^2$, che rappresenta la "deriva stocastica". Integrando formalmente:

$$\ln[x(t)/x(0)] \approx \int_0^t [\bar{r} - \sigma^2/2] \cdot (1 - x(s)/K) \cdot ds + \int_0^t \sigma \cdot (1 - x(s)/K) \cdot dW(s)$$

Il tasso di crescita effettivo a lungo termine è ridotto dal rumore:

$$r_eff = \bar{r} - \sigma^2/2$$

Questo fenomeno, noto come "effetto Jensen" o "paradosso della media aritmetica vs geometrica", implica che popolazioni in ambienti variabili crescono più lentamente di quanto suggerirebbe il tasso medio. Per $\sigma^2/2 > \bar{r}$, la popolazione si estingue con probabilità 1 anche se il tasso di crescita medio è positivo.

Sezione 7.5: Il Vortice di Estinzione: Sinergie tra Stocasticità Demografica, Ambientale e Genetica

Le sezioni precedenti hanno trattato la stocasticità demografica (Sezioni 7.1-7.3) e la stocasticità ambientale (Sezione 7.4) come fonti separate di rischio di estinzione. Nelle popolazioni piccole e in declino, però, queste fonti di rischio non agiscono in modo additivo ma si rinforzano reciprocamente attraverso un meccanismo di retroazione positiva che Gilpin e Soué (1986) hanno battezzato vortice di estinzione (extinction vortex).

La Componente Genetica: Depressione da Consanguineità e Dimensione Effettiva

Una popolazione piccola perde variazione genetica per deriva a un tasso governato dalla dimensione effettiva della popolazione N_e, generalmente molto inferiore al conteggio censito N a causa di varianza nel successo riproduttivo, rapporti di sesso sbilanciati e fluttuazioni di dimensione nel tempo (per popolazioni con dimensione fluttuante N_1, …, N_t, N_e è approssimata dalla media armonica anziché dalla media aritmetica, $N_e \approx t / \sum(1/N_i)$, il che significa che anche un singolo evento di collo di bottiglia severo riduce N_e in modo sproporzionato rispetto al suo peso temporale). L'eterozigosi attesa decade nel tempo secondo:

$H_t = H_0 \cdot (1 - 1/(2 \cdot N_e))^t$

La perdita di eterozigosi si traduce in depressione da consanguineità (inbreeding depression): l'espressione fenotipica di alleli recessivi deleteri normalmente mascherati in eterozigosi, con conseguente riduzione della fecondità e della sopravvivenza. Poiché questa riduzione di fitness abbassa ulteriormente la dimensione effettiva della popolazione (meno riproduttori efficaci), il sistema entra in un ciclo di retroazione: N piccolo → N_e più piccolo → perdita accelerata di eterozigosi → depressione da consanguineità → fitness ridotto → N ancora più piccolo.

Formalizzazione del Vortice come Retroazione tra Fitness e Dimensione

Sia $\bar{w}(N)$ il fitness medio della popolazione, decrescente per N piccolo a causa sia dell'effetto Allee demografico (già incontrato in altri capitoli come riduzione del successo riproduttivo per difficoltà di incontro tra partner) sia della depressione da consanguineità qui descritta. Il tasso di crescita realizzato diventa esso stesso funzione decrescente di N per N piccolo, in contrasto con la crescita logistica standard in cui il tasso di crescita pro capite è massimo per $N \to 0$:

$(1/N) \cdot dN/dt = r \cdot (1 - N/K) \cdot \bar{w}(N)$, con $\bar{w}(N)$ crescente in N per N piccolo

Questa struttura genera, oltre all'equilibrio K già familiare, un secondo equilibrio instabile N_c (soglia critica, concettualmente analoga alla soglia di Allee) al di sotto del quale il tasso di crescita realizzato diventa negativo indipendentemente da quanto la popolazione sia lontana dalla capacità portante: la combinazione di stocasticità demografica, stocasticità ambientale e declino genetico spinge la popolazione attraverso N_c con probabilità crescente quanto più N si avvicina a questa soglia dal basso, dopo la quale l'estinzione diventa quasi certa anche in assenza di ulteriori perturbazioni esterne — il vortice, una volta innescato, si autoalimenta.

La Regola Empirica 50/500 e i Suoi Limiti

Franklin (1980) propose una regola pratica per la gestione della conservazione basata su questa teoria: una dimensione effettiva di popolazione $N_e \geq 50$ sarebbe sufficiente a prevenire un'eccessiva depressione da consanguineità nel breve termine, mentre $N_e \geq 500$ sarebbe necessaria per mantenere, nel lungo termine, un tasso di apporto di nuova variazione genetica per mutazione sufficiente a bilanciarne la perdita per deriva e sostenere il potenziale evolutivo della popolazione. Questa regola, per quanto influente nella pratica gestionale, è stata oggetto di critiche sostanziali: il rapporto N_e/N censito varia enormemente tra taxa (tipicamente tra 0,1 e 0,5, ma con casi documentati ben al di fuori di questo intervallo), rendendo la traduzione da N_e a un obiettivo di popolazione censita fortemente specie-specifica; inoltre, la soglia di 500 fu derivata da stime della variazione genetica additiva per caratteri quantitativi che non necessariamente generalizzano a tutti i taxa o a tutti i tipi di carattere sotto selezione. La pratica contemporanea della biologia della conservazione tende a trattare 50/500 come un ordine di grandezza euristico di partenza, da affiancare sempre a stime specie-specifiche di N_e/N e a un'analisi di vitalità di popolazione (population viability analysis, PVA) quantitativa costruita sui processi stocastici specifici della Sezione 7.1-7.4.

Nota Metodologica: Difficoltà di Verifica Empirica del Vortice

La dimostrazione empirica diretta del vortice di estinzione come processo causale — anziché come descrizione post-hoc di popolazioni che si sono effettivamente estinte — incontra un ostacolo

metodologico fondamentale: per costruzione, le popolazioni che entrano in un vortice di estinzione si estinguono, lasciando pochi o nessun dato a lungo termine sulla traiettoria completa del processo, mentre le popolazioni sopravvissute a bassa densità rappresentano un campione non casuale (sopravvivenza selettiva) che può mascherare l'entità reale del fenomeno nella popolazione di taxa a rischio nel suo complesso. Gli studi più convincenti si basano quindi su serie storiche eccezionalmente lunghe e complete (alcune popolazioni insulari monitorate per decadi) o su ricostruzioni genetiche retrospettive della perdita di eterozigosi in popolazioni già estinte, entrambe fonti di evidenza limitate rispetto alla generalità con cui il concetto di vortice viene invocato nella letteratura di conservazione.

Capitolo Ottavo: Cambiamento Climatico e Dinamica dei Range

Sezione 8.1: Modelli di Nicchia Climatica

Il cambiamento climatico sta alterando rapidamente le condizioni ambientali su scala globale, con profonde conseguenze per la distribuzione e la persistenza delle specie. I modelli matematici di nicchia climatica (climate envelope models o species distribution models) cercano di prevedere come le specie risponderanno a questi cambiamenti.

L'approccio più semplice assume che la presenza/assenza di una specie in un dato luogo sia determinata dalle condizioni climatiche, rappresentate da un vettore di variabili ambientali $E = (E_1, E_2, ..., E_n)$, come temperatura media, precipitazioni, stagionalità, ecc.

Definiamo la funzione di idoneità dell'habitat $H(E)$ che assume valore 1 se le condizioni sono adatte e 0 altrimenti. In forma probabilistica, possiamo modellare la probabilità di presenza $p(E)$ come funzione delle variabili ambientali mediante un modello di regressione logistica:

$$p(E) = 1/(1 + \exp[-f(E)])$$

dove $f(E)$ è una combinazione lineare o non lineare delle variabili ambientali:

$$f(E) = \beta_0 + \sum_i \beta_i \cdot E_i + \sum_i \sum \beta_{i□} \cdot E_i \cdot E + ...$$

I coefficienti β vengono stimati da dati di presenza/assenza della specie attraverso tecniche di massima verosimiglianza.

Una volta calibrato il modello sulle condizioni climatiche attuali, può essere proiettato su scenari climatici futuri per predire cambiamenti nel range geografico della specie. Se $E(x, t)$ rappresenta le condizioni climatiche nel punto x al tempo t, l'idoneità futura è:

$$p(x, t) = 1/(1 + \exp[-f(E(x, t))])$$

Sezione 8.2: Tracking Climatico e Velocità di Migrazione

Una questione critica è se le specie saranno in grado di "inseguire" (track) il loro clima ottimale mentre questo si sposta geograficamente. La velocità del cambiamento climatico v_c può essere definita come lo spostamento spaziale delle isoterme (o più generalmente delle isoplethe di qualsiasi variabile climatica):

$$v_c = |\partial T/\partial t| / |\nabla T|$$

dove $T(x, y, t)$ è la temperatura, $\partial T/\partial t$ il tasso di cambiamento temporale, e ∇T il gradiente spaziale.

Per una specie con velocità di dispersione v_d, la condizione per il tracking climatico di successo è:

$$v_d > v_c$$

Se questa condizione non è soddisfatta, la specie può sperimentare un "lag" climatico, permanendo in habitat che diventano progressivamente meno adatti.

Un modello matematico che integra dinamica di popolazione e movimento può essere formulato come equazione di reazione-diffusione-avvezione:

$$\partial u/\partial t = D \cdot \nabla^2 u + r(E(x,t)) \cdot u \cdot (1 - u/K(E(x,t))) + v \cdot \nabla u$$

dove il termine $v \cdot \nabla u$ rappresenta movimento diretto (avvezione) nella direzione del gradiente climatico ottimale.

Sezione 8.3: Estinzioni Climatiche e Debito di Estinzione

Il concetto di "debito di estinzione" (extinction debt) si riferisce a popolazioni che persistono temporaneamente in habitat divenuti inadatti, ma sono destinate all'estinzione nel lungo termine. Matematicamente, questo può essere analizzato attraverso la teoria dei sistemi dinamici lenti-veloci (slow-fast systems).

Consideriamo un sistema dove la popolazione x evolve rapidamente rispetto al cambiamento climatico:

$$dx/dt = f(x, E(t))$$

dove E(t) varia lentamente:

$$dE/dt = \varepsilon \cdot g(E)$$

con $\varepsilon << 1$ parametro di scala temporale.

La curva di equilibrio quasi-stazionaria $x^*(E)$ è definita da $f(x^*, E) = 0$. Finché questa curva esiste ed è stabile, la popolazione "insegue" l'equilibrio. Tuttavia, se E(t) attraversa un valore critico E_c dove $x^*(E)$ cessa di esistere (biforcazione fold o saddle-node), la popolazione collassa bruscamente anche se il cambiamento ambientale è graduale.

Il tempo di ritardo (time lag) tra il passaggio di E_c e l'estinzione effettiva dipende dalla geometria della varietà lenta (slow manifold) e può essere stimato mediante tecniche di analisi asintotica:

$$\tau_{lag} \approx (1/\varepsilon) \cdot \ln(x(E_c)/x_{extinction})$$

dove $x_{extinction}$ è una soglia di quasi-estinzione. Il debito di estinzione cresce logaritmicamente con il tasso di cambiamento ambientale $(1/\varepsilon)$.

Sezione 8.4: Velocità Topografica del Clima e Rifugi Microclimatici

La formula della velocità climatica introdotta nella Sezione 8.2, $v_c = |\partial T/\partial t|/|\nabla T|$, ha una conseguenza spesso trascurata: la velocità dipende non solo dal tasso di riscaldamento ma, in misura altrettanto decisiva, dalla ripidità del gradiente termico locale $|\nabla T|$. Questo apre la strada a un'analisi comparativa fra ambienti pianeggianti e ambienti montani.

In un territorio pianeggiante, il gradiente termico rilevante è quello latitudinale su larga scala, tipicamente molto debole. In un territorio montano, il gradiente rilevante è quello altitudinale, governato dal lapse rate atmosferico: la temperatura diminuisce con l'altitudine a un ritmo dell'ordine di alcuni gradi Celsius per chilometro di quota (il valore standard del lapse rate ambientale medio è ampiamente documentato in meteorologia). Poiché il denominatore $|\nabla T|$ è, in montagna, ordini di grandezza più grande che in pianura, a parità di tasso di riscaldamento $\partial T/\partial t$ la velocità climatica risultante v_c è corrispondentemente più piccola.

L'implicazione ecologica è diretta: in un ambiente montano una specie può "inseguire" il proprio ottimo climatico spostandosi di poche centinaia di metri in quota, mentre in un ambiente pianeggiante dovrebbe percorrere distanze orizzontali molto maggiori per ottenere lo stesso beneficio termico. I rilievi funzionano quindi come rifugi climatici: comprimono spazialmente il gradiente termico e riducono la velocità con cui l'isoterma ottimale si allontana dalla popolazione.

Questo principio, alla base della letteratura sulla "velocità del cambiamento climatico" (velocity of climate change) inaugurata da Loarie e collaboratori, è coerente con osservazioni empiriche di velocità climatiche sistematicamente più basse nei biomi montani e forestali rispetto ai biomi pianeggianti e aperti, dove il gradiente termico orizzontale è più debole.

Un secondo meccanismo, complementare al primo, è quello dei microrifugi (microrefugia): anche all'interno di un singolo versante montano, l'eterogeneità topografica — esposizione, ombreggiamento, drenaggio dell'aria fredda nelle valli, copertura del suolo — genera un mosaico di microclimi che possono restare disaccoppiati dal clima macroscopico regionale per periodi prolungati. Formalmente, se $T_{macro}(t)$ rappresenta il clima regionale e $T_{local}(x,t)$ il clima nel punto x, il disaccoppiamento può essere descritto introducendo un termine di anomalia locale $\Delta T(x)$ sostanzialmente costante nel tempo:

$$T_{local}(x, t) = T_{macro}(t) + \Delta T(x)$$

Un punto x con $\Delta T(x)$ sufficientemente negativo (ad esempio un versante esposto a nord, o il fondo di una dolina) può mantenere condizioni idonee per la specie ben oltre il momento in cui il clima macroscopico ha superato la soglia critica, offrendo un rifugio temporale che rallenta, senza eliminare, il debito di estinzione discusso nella Sezione 8.3.

Sezione 8.5: Salvataggio Evolutivo contro Migrazione: la Soglia Critica del Tasso di Cambiamento Ambientale

Le Sezioni 8.2-8.4 hanno trattato la persistenza di una specie di fronte al cambiamento climatico esclusivamente in termini di movimento — la capacità di inseguire spazialmente il proprio ottimo climatico. Esiste però una seconda via di persistenza, complementare e talvolta alternativa alla migrazione: l'adattamento genetico in situ, o salvataggio evolutivo (evolutionary rescue), già anticipato concettualmente nel Capitolo Venticinquesimo a proposito della dinamica eco-evolutiva. Qui se ne formalizza la soglia critica nel contesto specifico del tracking climatico.

L'Equazione del Breeder e il Ritardo Adattativo

Si consideri un tratto quantitativo z (ad esempio la temperatura ottimale di sviluppo) sotto selezione direzionale generata da uno spostamento dell'ottimo ambientale $\theta(t)$, che nel contesto climatico si sposta a un tasso costante $k = d\theta/dt$. La popolazione ha un valore medio del tratto $\bar{z}(t)$ che insegue l'ottimo con un ritardo. Secondo l'equazione del breeder della genetica quantitativa, la risposta alla selezione per generazione è:

$$\Delta\bar{z} = h^2 \cdot S = h^2 \cdot \beta \cdot (\theta - \bar{z})$$

dove h^2 è l'ereditabilità in senso stretto del tratto, S il differenziale di selezione, e $\beta = 1/\omega^2$ l'intensità della selezione stabilizzante attorno all'ottimo corrente (ω^2 è l'ampiezza della curva di fitness gaussiana attorno a θ). All'equilibrio dinamico in cui l'ottimo si sposta a tasso costante k, la popolazione insegue con un ritardo costante (evolutionary lag):

$$\bar{z}(t) = \theta(t) - k/(h^2 \cdot \beta)$$

Il ritardo $\delta = k/(h^2 \cdot \beta)$ è tanto maggiore quanto più rapido è il cambiamento ambientale k e quanto minori sono l'ereditabilità h^2 e l'intensità della selezione β. Poiché il fitness medio della popolazione decresce con il quadrato del ritardo (una popolazione sistematicamente disallineata dal proprio ottimo subisce un carico di selezione permanente), esiste un tasso critico di cambiamento ambientale k_{crit} oltre il quale il carico di

fitness supera la capacità della popolazione di generare crescita positiva, portando al collasso anche in presenza di variazione genetica additiva sufficiente in linea di principio a permettere l'adattamento.

La Soglia Combinata: Quando Conviene Muoversi e Quando Conviene Adattarsi

Le due strategie di persistenza — tracking spaziale (Sezione 8.2, condizione $v_d > v_c$) e salvataggio evolutivo in situ (condizione $k < k_{crit}$ qui derivata) — non sono mutuamente esclusive, ma la loro efficacia relativa dipende da proprietà di specie ben distinte. Specie a generazione breve e alta variabilità genetica additiva (molti insetti, piante annuali, alcuni pesci) hanno k_{crit} relativamente alto e possono adattarsi in situ più facilmente di quanto riescano a disperdersi efficacemente, specialmente se la loro capacità di dispersione è limitata; specie a generazione lunga e bassa variabilità genetica (grandi vertebrati, alberi a lunga vita) hanno tipicamente k_{crit} basso rispetto al tasso di cambiamento climatico osservato, rendendo la migrazione (o, quando impossibile, i microrifugi della Sezione 8.4) l'unica via di persistenza praticabile. Un'implicazione gestionale diretta è che le priorità di conservazione — investire in corridoi di connettività per favorire la migrazione, oppure in mantenimento della diversità genetica delle popolazioni residue per favorire l'adattamento locale — dovrebbero essere calibrate specie per specie sulla base di questo confronto, anziché assumere una strategia universalmente valida.

Nota Metodologica: L'Assunzione di Ereditabilità Costante

La derivazione precedente assume implicitamente che l'ereditabilità h^2 e la varianza genetica additiva sottostante rimangano costanti nel tempo, un'approssimazione ragionevole su poche generazioni ma progressivamente meno affidabile su orizzonti temporali lunghi, durante i quali la stessa selezione direzionale persistente può erodere la varianza genetica additiva disponibile (per fissazione degli alleli favorevoli), riducendo nel tempo la capacità della popolazione di continuare a rispondere alla selezione anche se il tasso di cambiamento ambientale k rimanesse costante. Il salvataggio evolutivo a lungo termine dipende quindi criticamente da meccanismi che reintroducono variazione genetica — mutazione, flusso genico da popolazioni non ancora sotto la stessa pressione selettiva — che il modello lineare qui presentato non incorpora esplicitamente e che vanno considerati separatamente nel valutare la sostenibilità a lungo termine della via evolutiva rispetto a quella migratoria.

Parte IV: Networks Ecologici, Reti Trofiche e Stabilità degli Ecosistemi

Capitolo Nono: Teoria dei Grafi Applicata alle Reti Ecologiche

Sezione 9.1: Fondamenti della Teoria dei Networks Trofici

Gli ecosistemi sono reti complesse di interazioni tra specie, che possono essere rappresentate matematicamente mediante grafi. Un network trofico (food web) è un grafo diretto $G = (V, E)$ dove V è l'insieme dei nodi (specie) ed E l'insieme degli archi diretti che rappresentano relazioni trofiche (chi mangia chi).

Formalmente, possiamo rappresentare un network trofico mediante una matrice di adiacenza A di dimensione $n \times n$, dove n è il numero di specie. L'elemento A_{ij} vale 1 se la specie j consuma la specie i, e 0 altrimenti. Questa convenzione implica che le prede sono rappresentate nelle righe e i predatori nelle colonne.

Diversi indici strutturali caratterizzano la topologia del network:

Connettanza (C): la frazione di possibili interazioni che sono effettivamente realizzate:

$$C = L/(n^2)$$

dove L = |E| è il numero di legami trofici (archi del grafo). La connettanza misura quanto densamente interconnesso è il network.

Grado medio (⟨k⟩): il numero medio di connessioni per specie:

$\langle k \rangle = (2 \cdot L)/n$

dove il fattore 2 tiene conto del fatto che ogni legame trofico coinvolge due specie (predatore e preda).

Distribuzione dei gradi: la probabilità P(k) che una specie abbia esattamente k connessioni. Molti networks ecologici mostrano distribuzioni fat-tailed o power-law:

$P(k) \propto k^{(-\gamma)}$

con esponente tipicamente $\gamma \in [2, 3]$, indicando che poche specie sono altamente connesse (generalisti) mentre la maggior parte ha poche connessioni (specialisti).

Lunghezza media del cammino (L_path): la distanza media (numero di passi) tra coppie di specie nel grafo:

$L_path = (1/(n \cdot (n-1))) \cdot \sum_\{i \neq j\} d(i,j)$

dove d(i,j) è la lunghezza del cammino più breve tra i nodi i e j.

Clustering coefficient: misura il grado in cui i "vicini" di un nodo sono connessi tra loro. Per un nodo i con k_i vicini:

C_i = (numero di triangoli contenenti i)/(k_i·(k_i-1)/2)

Il coefficiente di clustering medio del network è:

$\langle C \rangle = (1/n) \cdot \sum_i C_i$

Sezione 9.2: Livelli Trofici e Posizione nella Rete

Un concetto fondamentale nell'ecologia trofica è il livello trofico. Tradizionalmente, i produttori primari (piante) sono al livello 1, gli erbivori al livello 2, i carnivori che mangiano erbivori al livello 3, e così via. Tuttavia, questa classificazione discreta è inadeguata per networks complessi con onnivoria e loop trofici.

Una definizione quantitativa continua del livello trofico può essere data ricorsivamente. Il livello trofico TL_i della specie i è:

$TL_i = 1 + (1/n_prey^i) \cdot \sum_\{j \in prey(i)\} TL_j$

dove prey(i) è l'insieme delle prede della specie i e n_prey^i il loro numero. Per i produttori primari, TL = 1 per definizione.

In forma matriciale, definendo il vettore $TL = (TL_1, TL_2, ..., TL_n)^T$, possiamo scrivere:

$TL = 1 + D^{(-1)} \cdot A \cdot TL$

dove 1 è il vettore di tutti 1, e D è la matrice diagonale con elementi D_ii = numero di prede della specie i (per i produttori primari, D_ii viene convenzionalmente posto uguale a 1 per evitare divisioni per zero).

Riorganizzando:

$(I - D^{(-1)} \cdot A) \cdot TL = 1$

TL = (I - D^(-1)·A)^(-1)·1

La soluzione esiste se la matrice (I - D^(-1)·A) è invertibile, il che è garantato se la matrice D^(-1)·A ha raggio spettrale minore di 1.

Sezione 9.3: Cascate Trofiche e Effetti Top-Down/Bottom-Up

Le cascate trofiche sono perturbazioni che si propagano attraverso i livelli trofici. Un modello matematico semplice per illustrare questo fenomeno considera una catena trofica lineare a tre livelli:

Livello 1 (risorsa, R): $dR/dt = r \cdot R \cdot (1 - R/K) - a_1 \cdot C \cdot R$ Livello 2 (consumatore, C): $dC/dt = e_1 \cdot a_1 \cdot C \cdot R - a_2 \cdot P \cdot C - m_1 \cdot C$ Livello 3 (predatore apicale, P): $dP/dt = e_2 \cdot a_2 \cdot P \cdot C - m_2 \cdot P$

dove a_i sono i tassi di attacco, e_i le efficienze di conversione, e m_i i tassi di mortalità.

L'analisi di stabilità di questo sistema mediante linearizzazione attorno agli equilibri rivela che l'aggiunta del predatore apicale può stabilizzare le oscillazioni preda-predatore del sistema a due livelli (R-C), un fenomeno noto come "controllo top-down".

Un risultato classico, derivato da modelli di questo tipo, è la previsione dell'alternanza tra livelli trofici. In catene trofiche con numero dispari di livelli, il livello basale (produttori) è controllato top-down e mantiene bassa biomassa; con numero pari di livelli, i produttori sono rilasciati dal controllo e raggiungono alta biomassa. Questo pattern è stato confermato in numerosi studi empirici, sebbene con variazioni dovute alla complessità degli ecosistemi reali.

Sezione 9.4: Stabilità e Complessità: Il Dibattito May-Allesina

Una delle questioni più controverse nell'ecologia teorica riguarda la relazione tra complessità (numero di specie e connessioni) e stabilità degli ecosistemi. L'intuizione ecologica, espressa ad esempio da Eugene Odum, suggeriva che ecosistemi più complessi fossero più stabili. Tuttavia, nel 1972 Robert May pubblicò un risultato matematico che sembrava contraddire questa intuizione.

May considerò un sistema di n specie descritto da:

$dx_i/dt = f_i(x_1, x_2, ..., x_n)$

Linearizzando attorno a un equilibrio x*, otteniamo:

$dy_i/dt = \sum_j J_{ij} \cdot y_j$

dove J è la matrice jacobiana e $y_i = x_i - x_i^*$ sono le perturbazioni. La stabilità locale richiede che tutti gli autovalori di J abbiano parte reale negativa.

May considerò matrici random dove gli elementi sono:

$J_{ij} = -d$ (per i = j, rappresenta autoregolazione) $J_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$ con probabilità C (connettanza) $J_{ij} = 0$ con probabilità 1 - C

Utilizzando la teoria delle matrici random (in particolare i risultati di Wigner sulla distribuzione degli autovalori), May dimostrò che per matricri grandi ($n \to \infty$), gli autovalori si distribuiscono in un cerchio nel piano complesso con raggio:

$\varrho = \sigma \cdot \sqrt{(n \cdot C)}$

Per la stabilità, è necessario che tutti gli autovalori abbiano parte reale minore di zero, quindi:

$d > \sigma \cdot \sqrt{(n \cdot C)}$

Riorganizzando:

$\sqrt{(n \cdot C)} < d/\sigma$

Questo risultato, noto come criterio di stabilità di May, suggerisce che aumentare la dimensione del sistema (n) o la connettanza (C) rende più difficile la stabilità, contraddicendo l'intuizione della "complessità begets stabilità".

Tuttavia, il dibattito non si è concluso qui. Stefano Allesina e colleghi hanno dimostrato che la conclusione di May dipende criticamente dalle assunzioni sulla struttura della matrice di interazione. In particolare, se si considerano networks con struttura realistica (ad esempio, con interazioni predatore-preda che hanno segni opposti piuttosto che completamente random), i risultati cambiano.

Per un network trofico puro, la matrice di interazione ha una struttura particolare:

J_ij > 0 se j mangia i (beneficio per il predatore) J_ij < 0 se i mangia j (costo per la preda) J_ii < 0 (autoregolazione)

Allesina dimostrò che per tali matrici strutturate, la relazione tra complessità e stabilità può essere positiva, riconciliando la teoria con l'intuizione ecologica.

La forma matematica precisa dipende dalla topologia del network. Per matrici con struttura "preda-predatore" alternata:

$J = |-d\ \alpha\ |\ |-\beta\ -d\ |$

dove $\alpha > 0$ e $\beta > 0$, gli autovalori sono:

$\lambda = -d \pm \sqrt{(-\alpha \cdot \beta)}$

Se $\alpha \cdot \beta < d^2$, entrambi gli autovalori hanno parte reale negativa e il sistema è stabile. La condizione di stabilità diventa:

$d^2 > \alpha \cdot \beta$

Per un network esteso con questa struttura, la stabilità richiede che l'autoregolazione d superi la media geometrica delle forze di interazione.

Sezione 9.5: Motivi di Rete e la Distribuzione delle Forze di Interazione: Oltre il Criterio di May

Il dibattito May-Allesina della Sezione 9.4 mostra che la struttura dei segni della matrice di interazione — predatore-preda anziché puramente casuale — può riconciliare complessità e stabilità. Un secondo filone di ricerca, complementare a quello dei segni, indaga se anche la struttura fine della topologia (quali sottografi ricorrono più spesso del caso) e la distribuzione delle magnitudini delle interazioni (non solo il loro segno) contribuiscano ulteriormente alla stabilità osservata nei food web reali.

Motivi di Rete a Tre Nodi

Un motivo di rete (network motif) è un sottografo di piccole dimensioni (tipicamente 3 o 4 nodi) la cui frequenza di occorrenza in un network osservato viene confrontata con la frequenza attesa in un insieme di reti nulle generate mantenendo fissa la distribuzione dei gradi ma randomizzando altrimenti le connessioni (tipicamente tramite un algoritmo di riconnessione a coppie, edge-swapping, che preserva $\langle k \rangle$ e la distribuzione P(k) della Sezione 9.1). Per i food web a tre specie, quattro motivi ricorrono con particolare frequenza nell'analisi empirica: la catena tritrofica lineare (A mangia B, B mangia C), l'onnivoria (A mangia sia B sia C, e B mangia C), la competizione per sfruttamento (A e B mangiano entrambi C, senza interazione diretta tra A e B) e la competizione apparente (A e B sono entrambi mangiati da C). La

significatività statistica della sovra- o sotto-rappresentazione di ciascun motivo rispetto al modello nullo si esprime tramite uno z-score:

$$z_m = (N_m^{oss} - \langle N_m^{nullo} \rangle) / \sigma(N_m^{nullo})$$

dove N_m^{oss} è il conteggio osservato di occorrenze del motivo m e $\langle N_m^{nullo} \rangle$, $\sigma(N_m^{nullo})$ sono media e deviazione standard del conteggio nell'insieme di reti nulle. Le analisi empiriche su decine di food web pubblicati mostrano consistentemente una sovra-rappresentazione dell'onnivoria e una sotto-rappresentazione dei cicli trofici lunghi rispetto al modello nullo, un pattern che una teoria della stabilità basata solo su connettanza e segni aggregati, come quella della Sezione 9.4, non spiega di per sé.

La Stabilizzazione tramite Interazioni Deboli

McCann, Hastings e Huxel (1998) hanno mostrato che l'ingrediente mancante è la distribuzione delle magnitudini delle interazioni, non solo la loro topologia. Riprendendo l'impianto random-matrix di May descritto nella Sezione 9.4, ma sostituendo la distribuzione gaussiana omogenea $N(0, \sigma^2)$ degli elementi J_{ij} con una distribuzione fortemente asimmetrica in cui la maggioranza delle interazioni sono deboli e solo poche sono forti (coerente con quanto osservato empiricamente misurando le forze di interazione nei food web reali, tipicamente tramite l'elasticità della risposta funzionale rispetto alla densità di preda), la stabilità attesa del sistema, a parità di connettanza C e forza di interazione media, risulta sistematicamente maggiore rispetto al caso omogeneo previsto da May. Il meccanismo intuitivo è che le interazioni deboli agiscono da smorzatori delle oscillazioni generate dalle poche interazioni forti presenti nel sistema, in particolare nei motivi di onnivoria: quando il legame tra il predatore apicale e la preda condivisa è debole rispetto al legame principale della catena, il predatore apicale esercita un effetto stabilizzante anziché destabilizzante sulle oscillazioni della catena sottostante, offrendo una spiegazione dinamica diretta alla sovra-rappresentazione empirica dell'onnivoria appena discussa.

Implicazioni per il Disegno delle Reti di Aree Protette Marine

Questo risultato ha guidato una rilettura delle priorità di conservazione dei food web, spostando l'attenzione dalla sola protezione delle specie coinvolte nelle interazioni più forti e visibili (tipicamente i grandi predatori apicali, storicamente al centro degli sforzi di conservazione) alla protezione della struttura completa dell'intreccio di interazioni deboli che stabilizza la rete nel suo complesso. La rimozione selettiva di specie coinvolte prevalentemente in interazioni deboli — spesso trascurate perché poco appariscenti nei bilanci energetici tradizionali basati sui soli flussi di biomassa dominanti — può quindi avere un effetto destabilizzante sull'intero food web sproporzionato rispetto al loro contributo apparentemente marginale al flusso di energia complessivo, un'osservazione rilevante per la definizione delle priorità gestionali nelle reti di aree marine protette, dove le risorse di monitoraggio sono tipicamente allocate in proporzione alla biomassa o al valore economico delle specie piuttosto che al loro ruolo strutturale nella rete di interazioni.

Nota Metodologica: Il Divario tra Topologia e Dinamica

È opportuno segnalare un limite concettuale che attraversa l'intera Sezione 9.5: la stragrande maggioranza dei food web pubblicati in letteratura documenta esclusivamente la topologia delle interazioni (chi mangia chi, un grafo binario) e non le vere forze di interazione dinamiche J_{ij} richieste dall'analisi di stabilità di May e McCann, poiché la stima diretta di queste ultime richiederebbe esperimenti di manipolazione o serie temporali ad alta risoluzione per ciascuna coppia di specie interagenti, un requisito raramente soddisfatto per reti con più di poche decine di specie. Le analisi di stabilità su food web reali si basano quindi tipicamente su forze di interazione stimate indirettamente da proxy allometrici (rapporti di massa corporea predatore-preda, tassi metabolici) piuttosto che misurate direttamente, un'approssimazione che introduce un'incertezza sistematica difficile da quantificare e che va tenuta presente nell'interpretare quantitativamente, anziché solo qualitativamente, i risultati di stabilizzazione tramite interazioni deboli qui presentati.

Capitolo Decimo: Mutualismo, Simbiosi e Cooperazione

Sezione 10.1: Modelli Matematici di Mutualismo

Il mutualismo, in cui entrambe le specie beneficiano dell'interazione, rappresenta una forma di relazione ecologica distinta dalla predazione e dalla competizione. Un modello semplice per il mutualismo facoltativo (dove ciascuna specie può sopravvivere anche in assenza dell'altra) è:

$dx_1/dt = r_1 \cdot x_1 \cdot (1 - x_1/K_1) + \alpha \cdot x_1 \cdot x_2$ $dx_2/dt = r_2 \cdot x_2 \cdot (1 - x_2/K_2) + \beta \cdot x_1 \cdot x_2$

dove α e β sono coefficienti positivi che rappresentano il beneficio mutuale. Il termine $\alpha \cdot x_1 \cdot x_2$ descrive l'incremento di crescita della specie 1 dovuto alla presenza della specie 2, e viceversa per $\beta \cdot x_1 \cdot x_2$.

Questo modello presenta però un problema: per valori elevati di α e β, le soluzioni possono crescere indefinitamente, il che è biologicamente irrealistico. Questo fenomeno è noto come "orgy of mutual benefaction" (Robert May).

Una formulazione più realistica include la saturazione del beneficio mutalistico:

$dx_1/dt = r_1 \cdot x_1 \cdot (1 - x_1/K_1) + \alpha \cdot x_1 \cdot x_2/(1 + h_1 \cdot x_2)$ $dx_2/dt = r_2 \cdot x_2 \cdot (1 - x_2/K_2) + \beta \cdot x_1 \cdot x_2/(1 + h_2 \cdot x_1)$

dove h_1 e h_2 sono costanti di semi-saturazione che fanno sì che il beneficio si sature a densità elevate del partner.

Gli equilibri di questo sistema si trovano risolvendo:

$r_1 \cdot (1 - x_1^*/K_1) + \alpha \cdot x_2^*/(1 + h_1 \cdot x_2^*) = 0$ $r_2 \cdot (1 - x_2^*/K_2) + \beta \cdot x_1^*/(1 + h_2 \cdot x_1^*) = 0$

L'analisi di stabilità mediante linearizzazione mostra che l'equilibrio di coesistenza è tipicamente stabile per un'ampia gamma di parametri, riflettendo il fatto che i mutualismi tendono ad essere stabili in natura.

Sezione 10.2: Networks di Mutualismo: Piante e Impollinatori

Le reti di mutualismo pianta-impollinatore sono tra i networks ecologici più studiati. A differenza delle reti trofiche, queste sono reti bipartite: un insieme di nodi rappresenta le piante, un altro insieme rappresenta gli impollinatori, e gli archi collegano solo nodi di tipo diverso.

Una rete bipartita può essere rappresentata da una matrice di incidenza B di dimensione $n_P \times n_A$, dove n_P è il numero di specie di piante e n_A il numero di specie di animali impollinatori. L'elemento B_ij vale 1 se l'impollinatore j visita la pianta i, e 0 altrimenti.

Un pattern strutturale ricorrente in queste reti è la "nestednesss" (annidamento). Una rete è perfettamente nested se le interazioni delle specie specialiste formano sottoinsiemi perfetti delle interazioni delle specie generaliste. Quantitativamente, la nestedness può essere misurata mediante diversi indici, il più comune dei quali è la temperatura della matrice T:

$T = 100 \cdot (1 - \text{nestedness})$

dove nestedness varia da 0 (assenza di struttura annidata) a 1 (perfetta nestedness). Una matrice perfettamente nested ha $T = 0$.

La dinamica di una rete pianta-impollinatore può essere modellata mediante un sistema di equazioni accoppiate. Per la pianta i:

$dP_i/dt = r_i \cdot P_i \cdot (1 - P_i/K_i) \cdot [\sum_j B_ij \cdot \varphi_ij(A_j)] - m_i \cdot P_i$

dove φ_ij(A_j) è una funzione che descrive il beneficio che la pianta i riceve dall'impollinatore j. Una forma comune è:

φ_ij(A_j) = α_ij·A_j/(1 + h_ij·A_j)

Per l'impollinatore j:

dA_j/dt = [∑_i B_ij·ψ_ij(P_i)] - d_j·A_j

dove ψ_ij(P_i) descrive il beneficio (risorse nettarifere) che l'impollinatore j ottiene dalla pianta i.

L'analisi di questi sistemi accoppiati di grandi dimensioni richiede tecniche computazionali avanzate, ma studi teorici hanno mostrato che la struttura nested tende a promuovere la stabilità e la persistenza del network, specialmente di fronte a perturbazioni come l'estinzione di specie.

Sezione 10.3: Teoria dei Giochi Evolutivi e Cooperazione

La cooperazione tra individui rappresenta un paradosso evolutivo: come può evolvere un comportamento altruistico che riduce il fitness individuale ma aumenta il fitness collettivo? La teoria dei giochi evolutivi fornisce un framework matematico per affrontare questa questione.

Il gioco più celebre è il Dilemma del Prigioniero. Consideriamo due individui che possono cooperare (C) o defezionare (D). La matrice dei payoff è:

	C_2	**D_2**
C_1	R, R	S, T
D_1	T, S	P, P

dove T > R > P > S (T = temptation, R = reward, P = punishment, S = sucker's payoff). La condizione T > R significa che defezionare è più vantaggioso quando l'altro coopera; R > P significa che la cooperazione mutua è migliore della defection mutua.

Nella forma classica del gioco, la strategia dominante è defezionare, portando all'equilibrio (D, D) anche se (C, C) darebbe un payoff maggiore ad entrambi. Questo illustra il conflitto tra razionalità individuale e ottimalità collettiva.

Tuttavia, quando il gioco è ripetuto nel tempo (iterato), emergono possibilità per la cooperazione. Definiamo w come la probabilità che il gioco continui per un altro round (fattore di sconto temporale). Il payoff atteso di una strategia su infiniti rounds è:

V = ∑_{t=0}^∞ w^t·π_t

dove π_t è il payoff al tempo t.

Per la strategia "Tit-for-Tat" (TFT), che coopera al primo round e successivamente replica la mossa dell'avversario al round precedente, giocando contro se stessa:

V_TFT = R·∑_{t=0}^∞ w^t = R/(1 - w)

Giocando contro un defezionatore sempre (ALLD):

V_TFT contro ALLD = S + P·∑_{t=1}^∞ w^t = S + w·P/(1 - w)

$V_{ALLD \text{ contro } TFT} = T + P \cdot \sum_{t=1}^{\infty} w^t = T + w \cdot P/(1 - w)$

Per la cooperazione (TFT) sia evolutivamente stabile, deve resistere all'invasione di defezionatori. La condizione è:

$V_{TFT \text{ contro } TFT} > V_{ALLD \text{ contro } TFT}$

$R/(1 - w) > T + w \cdot P/(1 - w)$

$R > T \cdot (1 - w) + w \cdot P$

$R > T - w \cdot T + w \cdot P$

$R - T > w \cdot (P - T)$

$w > (T - R)/(T - P)$

Questa disuguaglianza stabilisce una soglia critica per il fattore di sconto: la cooperazione può evolvere solo se la probabilità che l'interazione continui supera una certa soglia che dipende dai payoff relativi.

Nel contesto ecologico, w può essere interpretato come la probabilità che gli stessi individui si incontrino nuovamente, che dipende dalla longevità degli organismi e dalla struttura spaziale della popolazione.

Sezione 10.4: Reciprocità Spaziale e la Regola b/c > k per l'Evoluzione della Cooperazione

L'analisi del dilemma del prigioniero iterato nella Sezione 10.3 assume una popolazione ben mescolata, in cui ogni individuo può incontrare qualunque altro con uguale probabilità. Molti sistemi mutualistici e cooperativi in natura sono invece spazialmente strutturati: gli individui interagiscono prevalentemente con vicini fissi, in una rete di contatti definita da un grafo. Martin Nowak ha classificato i meccanismi noti per l'evoluzione della cooperazione in cinque regole — selezione di parentela, reciprocità diretta (il meccanismo della Sezione 10.3), reciprocità indiretta, selezione di gruppo, e reciprocità di rete — di cui l'ultima, rilevante per popolazioni strutturate spazialmente, viene formalizzata qui.

Il Modello a Grafo Regolare con Aggiornamento Death-Birth

Si consideri una popolazione distribuita sui nodi di un grafo regolare in cui ciascun individuo ha esattamente k vicini. Ogni individuo adotta una strategia, cooperare (C) o defezionare (D), e interagisce con ciascuno dei suoi k vicini in un gioco a due persone con beneficio b per il ricevente della cooperazione e costo c per il cooperatore. L'aggiornamento della popolazione segue la regola "muore-nasce" (death-birth updating): a ogni passo temporale un individuo scelto casualmente muore, e i vicini competono per rimpiazzarlo con probabilità proporzionale al proprio fitness (payoff accumulato).

Sotto selezione debole — ovvero quando il contributo del gioco al fitness totale è piccolo rispetto a un fitness di base costante — Ohtsuki, Hauert, Lieberman e Nowak (2006) hanno dimostrato un risultato di notevole semplicità analitica: la cooperazione è favorita dalla selezione naturale, nel senso che i cooperatori hanno probabilità di fissazione superiore a 1/N rispetto ai defezionatori, se e solo se:

$b/c > k$

ovvero se il rapporto tra beneficio e costo dell'atto cooperativo supera il numero di vicini k con cui ciascun individuo interagisce. Questa è la cosiddetta regola $b/c > k$, un analogo strutturale, per popolazioni su grafo, della regola di Hamilton per la selezione di parentela (che nella sua forma classica richiede $b/c > 1/r$, con r coefficiente di relazione genetica).

Interpretazione: Reciprocità di Rete come Sostituto della Parentela

Il meccanismo alla base della regola $b/c > k$ è la formazione spontanea, per effetto della sola struttura spaziale e senza alcun riconoscimento cognitivo tra individui, di cluster di cooperatori: poiché la prole (nell'interpretazione biologica) o l'imitazione di strategie di successo (nell'interpretazione culturale) tende a rimanere localizzata, i cooperatori finiscono per essere circondati in media da altri cooperatori più spesso di quanto accadrebbe in una popolazione ben mescolata, permettendo loro di beneficiare reciprocamente della cooperazione altrui in misura sufficiente a compensare il costo c pagato individualmente. Questo effetto è più debole al crescere di k: su un grafo molto connesso, ogni cooperatore interagisce con un numero maggiore di vicini, diluendo il beneficio del proprio clustering locale, il che spiega perché la soglia critica b/c cresca linearmente con k. Nel limite $k \to N - 1$ (grafo completo, equivalente al caso ben mescolato), la condizione $b/c > k$ diventa quasi impossibile da soddisfare per popolazioni grandi, coerentemente con la difficoltà nota di sostenere la cooperazione per selezione naturale diretta in assenza di struttura spaziale o di reciprocità comportamentale esplicita come nella Sezione 10.3.

Connessione con la Struttura Nested delle Reti Mutualistiche

Il risultato $b/c > k$ offre una lente utile per rileggere il legame, già discusso nella Sezione 10.2, tra nestedness e stabilità nelle reti pianta-impollinatore. Nelle reti fortemente nested, le specie generaliste — quelle con grado di connessione k elevato — interagiscono con un ampio sottoinsieme di partner, mentre le specie specialiste hanno k basso e interagiscono quasi esclusivamente con i generalisti più centrali della rete. La regola $b/c > k$ suggerisce che, a parità di rapporto beneficio-costo dell'interazione mutualistica, le associazioni tra specie a basso grado di connessione (interazioni più specializzate e localizzate) sono strutturalmente più favorevoli al mantenimento della cooperazione reciproca rispetto alle interazioni diffuse dei generalisti, i quali, proprio in virtù della loro alta connettività, sono più esposti all'invasione di partner meno cooperativi ("cheater" che estraggono la risorsa mutualistica investendo meno nella controparte). Questo fornisce una motivazione evolutiva, complementare agli argomenti puramente dinamici della Sezione 10.2, per l'osservazione empirica che le architetture nested tendono a concentrare le interazioni più vulnerabili al free-riding nella periferia specialistica della rete piuttosto che nel suo nucleo generalista.

Nota Metodologica: I Limiti dell'Approssimazione a Selezione Debole

La regola $b/c > k$ è derivata sotto l'assunzione di selezione debole e di aggiornamento death-birth su un grafo regolare, entrambe semplificazioni sostanziali rispetto alla realtà di un network mutualistico eterogeneo, in cui il grado k varia enormemente da specie a specie (come la stessa nestedness presuppone) e in cui i benefici del mutualismo, lungi dall'essere piccole perturbazioni del fitness, possono essere la componente dominante del successo riproduttivo di una specie interamente dipendente dal proprio impollinatore. L'estensione della teoria della reciprocità di rete a grafi eterogenei ed eterospecifici (multi-livello, con strutture bipartite anziché grafi di interazione singola specie) rimane un'area di ricerca attiva; il risultato qui presentato va inteso come un principio strutturale qualitativo — la connettività locale conta, e conta in una direzione precisa — piuttosto che come una formula direttamente applicabile alla stima quantitativa della stabilità di un network mutualistico osservato.

Capitolo Undicesimo: Biodiversità e Funzionamento degli Ecosistemi

Sezione 11.1: Relazioni Biodiversità-Funzionalità: Modelli Teorici

La relazione tra biodiversità e funzionamento degli ecosistemi (BEF, Biodiversity-Ecosystem Functioning) è una delle questioni centrali dell'ecologia contemporanea. Diversi meccanismi possono generare una relazione positiva tra diversità e funzionalità.

Effetto di campionamento (sampling effect): in una comunità più diversa, è più probabile includere specie altamente produttive. Se P_i è la produttività della specie i e la funzionalità totale dell'ecosistema è il massimo tra le specie presenti:

$F = \max\{P_1, P_2, ..., P_S\}$

dove S è la ricchezza di specie. La funzionalità attesa aumenta con S secondo:

$$E[F(S)] = \int_0^{\infty} [1 - (1 - G(p))^S] \cdot dp$$

dove G(p) è la funzione di distribuzione cumulativa delle produttività specifiche.

Effetto di complementarità: specie diverse utilizzano risorse diverse o occupano nicchie diverse, riducendo la competizione e aumentando l'uso totale delle risorse. Un modello semplice considera risorse lungo un continuum unidimensionale. La specie i utilizza risorse in un intervallo $[a_i, b_i]$. La frazione totale di risorse utilizzate da S specie è:

$$R(S) = \left| \bigcup_{i=1}^{S} [a_i, b_i] \right| / L$$

dove L è la lunghezza totale del continuum di risorse. Se gli intervalli sono distribuiti casualmente con lunghezza media l, per S grande:

$$R(S) \approx 1 - \exp(-S \cdot l / L)$$

La funzionalità dell'ecosistema, proporzionale a R(S), aumenta asintoticamente verso 1.

Effetto di facilitazione: alcune specie facilitano la crescita di altre. Un modello generale è:

$$P_{tot} = \sum_i P_i + \sum_i \sum_{j \neq i} \varphi_{ij} \cdot P_i \cdot P_j$$

dove $\varphi_{ij} > 0$ rappresenta l'effetto facilitativo della specie j sulla produttività della specie i. La produttività totale cresce più che linearmente con la ricchezza di specie.

Sezione 11.2: Indici di Diversità e Loro Fondamenti Matematici

La quantificazione della biodiversità richiede indici che catturino non solo il numero di specie (ricchezza) ma anche la loro abbondanza relativa (equitabilità).

Indice di Shannon: derivato dalla teoria dell'informazione, misura l'entropia della distribuzione di abbondanze:

$$H' = -\sum_{i=1}^{S} p_i \cdot \ln(p_i)$$

dove p_i è la proporzione della specie i. Questo indice raggiunge il massimo $H'_{max} = \ln(S)$ quando tutte le specie sono equiabondanti ($p_i = 1/S$ per ogni i).

L'equitabilità di Shannon è:

$$J' = H'/H'_{max} = H'/\ln(S)$$

Indice di Simpson: rappresenta la probabilità che due individui estratti casualmente appartengano alla stessa specie:

$$D = \sum_{i=1}^{S} p_i^2$$

L'indice di diversità di Simpson è spesso espresso come:

$1 - D$ oppure $1/D$

La quantità $1/D$ è chiamata "numero effettivo di specie" o "diversità vera" e ha un'interpretazione intuitiva: è il numero di specie equiabondanti che produrrebbe lo stesso valore di D della comunità osservata.

Famiglia di indici di Hill: generalizza molti indici comuni mediante un parametro q che controlla la sensibilità alle specie rare:

^qD = (∑_{i=1}^S p_i^q)^(1/(1-q))

Per q → 1 (usando la regola di de l'Hôpital):

^1D = exp(H')

Per q = 0: ^0D = S (ricchezza) Per q = 2: ^2D = 1/D (inverso di Simpson)

Il parametro q può essere interpretato come il peso dato alle specie comuni vs rare. Valori bassi di q danno più peso alle specie rare, valori alti privilegiano le specie dominanti.

Sezione 11.3: Partizione della Diversità: Alfa, Beta, Gamma

La diversità può essere scomposta gerarchicamente in componenti che riflettono la diversità a scale spaziali diverse:

Diversità α: diversità media all'interno di habitat o campioni locali **Diversità β**: differenziazione tra habitat (turnover compositivo) **Diversità γ**: diversità totale a scala regionale

La relazione classica, proposta da Robert Whittaker, è:

$\gamma = \alpha \cdot \beta$ (forma moltiplicativa)

o equivalentemente:

$\beta = \gamma / \alpha$

In termini degli indici di Hill, questa relazione diventa particolarmente elegante. Definendo:

^qD_α = media pesata delle diversità locali ^qD_γ = diversità regionale totale ^qD_β = ^qD_γ/^qD_α

Questa scomposizione permette di quantificare quanto della diversità totale è dovuta alla variazione tra siti rispetto alla diversità all'interno dei siti.

Sezione 11.4: L'Ipotesi Assicurativa: Diversità, Stabilità e l'Effetto Portafoglio

Oltre agli effetti sulla produttività media discussi nella Sezione 11.1, la biodiversità ha un effetto distinto e altrettanto importante sulla variabilità temporale del funzionamento dell'ecosistema. Questo filone di teoria, noto come ipotesi assicurativa (insurance hypothesis) della biodiversità, formalizza l'idea intuitiva che comunità più diverse siano anche più stabili nel tempo, in modo analogo alla diversificazione di un portafoglio finanziario.

Consideriamo una comunità di S specie le cui abbondanze (o produttività) fluttuano nel tempo in modo indipendente, ciascuna con media μ/S (così che la media della biomassa totale sia μ, indipendente da S) e con un coefficiente di variazione $CV = \sigma_i/\mu_i$ costante e uguale per tutte le specie, coerentemente con relazioni empiriche di tipo media-varianza (legge di potenza di Taylor). Sotto l'ipotesi di indipendenza, la varianza della biomassa comunitaria totale è la somma delle varianze individuali:

$\mathrm{Var}(\sum_i X_i) = \sum_i \mathrm{Var}(X_i) = S \cdot \sigma_i^2 = S \cdot CV^2 \cdot (\mu/S)^2 = CV^2 \cdot \mu^2 / S$

Da cui il coefficiente di variazione della comunità:

$CV_comunità = \sqrt{[\mathrm{Var}(\sum_i X_i)]}/\mu = CV/\sqrt{S}$

Questa è la legge di scala √S, l'analogo ecologico diretto dell'effetto di diversificazione di portafoglio in finanza: la variabilità relativa della comunità decresce come l'inverso della radice quadrata del numero di specie, anche se nessuna specie individuale diventa più stabile. Il meccanismo è puramente statistico (statistical averaging o portfolio effect): fluttuazioni indipendenti tendono a compensarsi reciprocamente su scala aggregata.

Nella realtà, le specie di una comunità raramente fluttuano in modo indipendente. Se le fluttuazioni sono positivamente correlate (sincronia, ad esempio per risposta comune a un fattore climatico condiviso), la riduzione di varianza è più debole della legge √S; se le fluttuazioni sono negativamente correlate (dinamiche compensatorie, ad esempio per competizione asimmetrica o uso differenziale delle risorse), la riduzione può essere anche più forte. Includendo le covarianze a coppie $\mathrm{Cov}(X_i,X)$, la varianza totale diventa:

$$\mathrm{Var}(\sum_i X_i) = \sum_i \mathrm{Var}(X_i) + \sum_\{i\neq j\} \mathrm{Cov}(X_i,X)$$

La stabilità della comunità dipende quindi non solo dal numero di specie ma dalla struttura di correlazione delle loro risposte, un tema centrale nella distinzione fra sincronia e compensazione nella letteratura sulla relazione biodiversità-stabilità.

Un secondo strumento concettuale, complementare all'effetto portafoglio, è la partizione additiva dell'effetto di biodiversità proposta da Loreau ed Hector, che scompone la differenza fra la produttività osservata in una miscela policolturale e quella attesa sulla base delle monocolture (net biodiversity effect, ΔY) in due componenti:

$$\Delta Y = \Delta Y_\text{complementarità} + \Delta Y_\text{selezione}$$

dove l'effetto di complementarità riflette il guadagno medio di tutte le specie nella miscela rispetto all'atteso (coerente con la differenziazione di nicchia o la facilitazione discusse nella Sezione 11.1), mentre l'effetto di selezione riflette la covarianza fra la produttività di monocoltura di una specie e la sua deviazione di resa relativa: è positivo quando le specie più produttive in monocoltura tendono anche a dominare la miscela (un effetto di campionamento in senso stretto). Questa partizione, applicata a centinaia di esperimenti di manipolazione della diversità, ha mostrato che entrambi i meccanismi contribuiscono tipicamente alla relazione positiva fra biodiversità e funzionamento, con il peso relativo dei due termini che varia a seconda del sistema studiato.

Sezione 11.5: Diversità Funzionale, Ridondanza e Diversità di Risposta

Gli indici di diversità tassonomica presentati nella Sezione 11.2 trattano ogni specie come equivalente dal punto di vista della sua identità, contribuendo alla diversità complessiva indipendentemente da quanto le sue caratteristiche ecologiche differiscano da quelle delle altre specie presenti. Questa scelta è concettualmente insoddisfacente per gli scopi della teoria BEF della Sezione 11.1, dove ciò che conta ai fini della funzionalità e della stabilità dell'ecosistema non è l'identità tassonomica in sé, ma i tratti funzionali che le specie possiedono.

Indici di Diversità Funzionale

Dato uno spazio di tratti funzionali multidimensionale in cui ciascuna specie occupa una posizione definita dai propri valori di tratto (dimensioni corporee, strategia di acquisizione delle risorse, fenologia, eccetera), la ricchezza funzionale (functional richness, FRic) misura il volume dello spazio dei tratti occupato dalla comunità, tipicamente calcolato come il volume del guscio convesso (convex hull) minimo che racchiude tutte le specie presenti. Un indice complementare, la divergenza funzionale (functional divergence, FDiv), misura quanto le abbondanze sono distribuite verso la periferia di questo volume anziché concentrate presso il suo centroide, catturando quanto la comunità sia dominata da specie con combinazioni di tratti estreme o tipiche.

Una misura sintetica ampiamente utilizzata, che integra distanza funzionale e abbondanza relativa in un unico indice, è l'entropia quadratica di Rao:

$$Q = \sum_i \sum_j d_{ij} \cdot p_i \cdot p_j$$

dove d_{ij} è la distanza funzionale (nello spazio dei tratti) tra le specie i e j, e p_i, p_j le loro abbondanze relative. Q generalizza l'indice di Simpson della Sezione 11.2 (a cui si riduce quando $d_{ij} = 1$ per ogni coppia di specie distinte), pesando però esplicitamente ogni coppia di specie per quanto esse differiscono funzionalmente, anziché trattare ogni coppia di specie distinte come ugualmente diversa.

Ridondanza Funzionale e Diversità di Risposta

Un aspetto cruciale per la teoria della stabilità è la distinzione fra due concetti spesso confusi: la ridondanza funzionale (functional redundancy), ovvero il numero di specie che condividono lo stesso effetto funzionale sull'ecosistema, e la diversità di risposta (response diversity), ovvero quanto queste stesse specie funzionalmente ridondanti differiscono nella loro risposta a un particolare disturbo o cambiamento ambientale. Walker, Kinzig e Langridge (1999) hanno formalizzato l'intuizione, già implicita nell'ipotesi assicurativa della Sezione 11.4, che la resilienza di una funzione ecosistemica di fronte a un disturbo specifico dipende non dalla ridondanza in sé, ma dal prodotto di ridondanza ed elevata diversità di risposta: un gruppo funzionale con molte specie ridondanti ma tutte ugualmente sensibili allo stesso fattore di disturbo (bassa diversità di risposta) offre un'assicurazione illusoria, poiché il disturbo può eliminare l'intero gruppo funzionale simultaneamente, mentre un gruppo con la stessa ridondanza ma risposte eterogenee al disturbo (alta diversità di risposta) mantiene la funzione ecosistemica anche quando alcune specie del gruppo vengono eliminate, poiché altre, meno sensibili a quel particolare disturbo, ne compensano la perdita.

Implicazioni per la Definizione delle Priorità di Conservazione

Questa distinzione ha un'implicazione gestionale diretta e in parte controintuitiva: la perdita di una specie funzionalmente ridondante non è necessariamente innocua per la resilienza dell'ecosistema, anche se la sua perdita non altera immediatamente il livello medio di funzionamento (poiché altre specie del medesimo gruppo funzionale ne sostituiscono il ruolo), perché ogni specie rimossa da un gruppo funzionale riduce, in generale, anche la diversità di risposta residua di quel gruppo, erodendo silenziosamente il margine di sicurezza della comunità di fronte a disturbi futuri non ancora manifestatisi. Questo argomento sposta l'attenzione della definizione delle priorità di conservazione dalla sola rarità tassonomica (una specie rara merita attenzione perché a rischio di per sé) a una valutazione esplicita di quanto la perdita di ciascuna specie riduca la diversità di risposta del proprio gruppo funzionale, una quantità che può essere elevata anche per specie tassonomicamente comuni se la loro combinazione specifica di sensibilità ambientale è rara all'interno del gruppo funzionale a cui appartengono.

Nota Metodologica: La Dipendenza dalla Scelta dei Tratti

Tutti gli indici di diversità funzionale qui presentati dipendono criticamente dalla scelta preliminare, operata dal ricercatore, dei tratti da includere nello spazio funzionale e della loro ponderazione relativa — una scelta che non è dettata dai dati stessi ma da assunzioni a priori su quali tratti siano rilevanti per la funzione ecosistemica di interesse. Tratti diversi o ponderazioni diverse possono produrre ordinamenti di comunità per diversità funzionale sostanzialmente diversi, anche a parità di composizione tassonomica sottostante, un problema di non poco conto quando questi indici vengono utilizzati comparativamente tra studi che hanno operato scelte di tratti differenti. La pratica raccomandata nella letteratura più recente è di riportare esplicitamente la sensibilità dei risultati alla scelta dei tratti (analisi di robustezza su sottoinsiemi alternativi di tratti) piuttosto che presentare un singolo indice di diversità funzionale come se fosse una proprietà oggettiva e univocamente definita della comunità, analogamente a quanto già raccomandato nella Sezione 17.5 a proposito della necessità di verifiche di robustezza nella stima di parametri ecologici da disegni osservazionali.

Parte V: Cicli Biogeochimici, Dinamica del Carbonio e Modelli Climatici Integrati

Capitolo Dodicesimo: Matematica dei Cicli Biogeochimici

Sezione 12.1: Fondamenti della Modellizzazione Compartimental

I cicli biogeochimici degli elementi essenziali (carbonio, azoto, fosforo, zolfo) possono essere descritti mediante modelli compartimentali, dove la materia transita attraverso diversi reservoir (comparti) connessi da flussi. Matematicamente, un modello compartimentale è un sistema di equazioni differenziali ordinarie che descrive la dinamica delle quantità di materia in ciascun compartimento.

Consideriamo un sistema con n comparti. Sia X_i(t) la quantità (massa) dell'elemento nel compartimento i al tempo t. Il bilancio di massa per il compartimento i è:

dX_i/dt = ∑{*j≠i*} *F_ji* - ∑{j≠i} F_ij + I_i - O_i

dove F_ji è il flusso dal compartimento j al compartimento i, I_i rappresenta ingressi esterni al sistema (fonti), e O_i rappresenta uscite dal sistema (perdite).

I flussi sono tipicamente modellati come proporzionali alla quantità di materia nel compartimento sorgente:

F_ij = k_ij·X_i

dove k_ij è la costante di trasferimento (con dimensioni di tempo^(-1)). Questa assunzione implica una cinetica del primo ordine, appropriata per molti processi fisici e chimici.

Il sistema completo può essere scritto in forma matriciale:

dX/dt = A·X + I

dove $X = (X_1, X_2, ..., X_n)^T$ è il vettore degli stati, $I = (I_1, I_2, ..., I_n)^T$ il vettore degli ingressi, e A è la matrice di trasferimento definita da:

A_ij = k_ji per i ≠ j (flusso da j a i) A_ii = -∑_{j≠i} k_ij - o_i (perdite totali da i)

dove o_i è il tasso di perdita esterna dal compartimento i.

La matrice A ha una struttura particolare: gli elementi diagonali sono negativi (rappresentano perdite), gli elementi fuori diagonale sono non negativi (rappresentano guadagni da altri comparti), e la somma di ciascuna colonna è non positiva (principio di conservazione della massa nel sistema chiuso).

Sezione 12.2: Analisi dello Stato Stazionario e Tempo di Residenza

All'equilibrio stazionario (steady state), dX/dt = 0, quindi:

A·X* = -I

X* = -A^(-1)·I

(assumendo che A sia invertibile). Questo sistema lineare determina univocamente le quantità di equilibrio in funzione degli ingressi esterni.

Un concetto fondamentale nei modelli compartimentali è il tempo di residenza (residence time) o tempo di turnover di un elemento in un compartimento. Per il compartimento i allo stato stazionario:

$\tau_i = X_i^*/F_i^{out}$

dove F_i^{out} è il flusso totale in uscita dal compartimento i:

$F_i^{out} = \sum_{j \neq i} k_{ij} \cdot X_i^* + o_i \cdot X_i^* = -A_{ii} \cdot X_i^*$

Il tempo di residenza rappresenta il tempo medio che una particella dell'elemento trascorre nel compartimento prima di uscirne. Matematicamente, può essere derivato dalla distribuzione dei tempi di permanenza, che per un processo del primo ordine è esponenziale:

$P(t) = (1/\tau_i) \cdot \exp(-t/\tau_i)$

Il tempo medio è:

$\langle t \rangle = \int_0^\infty t \cdot P(t) \cdot dt = \int_0^\infty t \cdot (1/\tau_i) \cdot \exp(-t/\tau_i) \cdot dt = \tau_i$

Sezione 12.3: Il Ciclo Globale del Carbonio: Struttura del Modello

Il ciclo del carbonio è il ciclo biogeochimico più intensamente studiato a causa del suo ruolo nel sistema climatico. Un modello semplificato include i seguenti comparti principali:

1. Atmosfera (A)
2. Biosfera terrestre (B_T)
3. Oceano superficiale (O_S)
4. Oceano profondo (O_D)
5. Litosfera/combustibili fossili (L)

Le equazioni del modello sono:

$dC_A/dt = R_{resp} + R_{ocean} + R_{fossil} - R_{photo} - R_{absorp}$ $dC_{BT}/dt = R_{photo} - R_{resp} - R_{decay}$ $dC_{OS}/dt = R_{absorp} - R_{ocean} - R_{exchange}$ $dC_{OD}/dt = R_{exchange} - R_{sediment}$ $dC_L/dt = R_{sediment} - R_{fossil}$

dove:

- R_{photo}: fotosintesi (CO_2 atmosferico → biomassa terrestre)
- R_{resp}: respirazione (biomassa → CO_2)
- R_{absorp}: assorbimento oceanico di CO_2
- R_{ocean}: rilascio di CO_2 dall'oceano
- $R_{exchange}$: scambio tra oceano superficiale e profondo
- R_{fossil}: combustione di combustibili fossili
- R_{decay}: decomposizione della biomassa morta
- $R_{sediment}$: sedimentazione di carbonio organico/inorganico

Ciascuno di questi flussi può essere modellato con dipendenze specifiche. Ad esempio:

Fotosintesi: dipende dalla concentrazione di CO_2, temperatura, disponibilità di luce e nutrienti:

$R_{photo} = GPP \cdot f(C_A, T, light, nutrients)$

dove GPP (Gross Primary Production) è la produttività primaria lorda. Una forma comune è:

$f(C_A) = C_A/(C_A + K_M)$ (cinetica di Michaelis-Menten)

dove K_M è la costante di semi-saturazione.

Respirazione: dipende dalla biomassa e dalla temperatura secondo la legge di Arrhenius:

R_resp = r_0·C_BT·exp[E_a·(1/T_ref - 1/T)/(R·T_ref·T)]

dove E_a è l'energia di attivazione, R la costante universale dei gas, T la temperatura assoluta, e T_ref una temperatura di riferimento.

Scambio oceano-atmosfera: governato dalla legge di Henry e dalla differenza di pressioni parziali:

R_net = k·(pCO_2_atm - pCO_2_ocean)

dove k è la velocità di scambio (piston velocity) che dipende dalla velocità del vento, e pCO_2 sono le pressioni parziali.

La pressione parziale nell'oceano è legata alla concentrazione di carbonio disciolto mediante il sistema dei carbonati, descritto da equilibri chimici.

Sezione 12.4: Sistema dei Carbonati e Chimica dell'Oceano

Il carbonio disciolto nell'oceano esiste in diverse forme chimiche in equilibrio:

$CO_2(aq) + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^- \rightleftharpoons 2H^+ + CO_3^{2-}$

Gli equilibri sono governati dalle costanti:

$K_1 = [H^+]\cdot[HCO_3^-]/[H_2CO_3]$ $K_2 = [H^+]\cdot[CO_3^{2-}]/[HCO_3^-]$

Il carbonio inorganico disciolto totale (DIC, Dissolved Inorganic Carbon) è:

$DIC = [CO_2(aq)] + [HCO_3^-] + [CO_3^{2-}]$

L'alcalinità totale (TA) è definita come:

$TA = [HCO_3^-] + 2\cdot[CO_3^{2-}] + [OH^-] - [H^+]$

Data una coppia di variabili (ad esempio DIC e TA), il sistema può essere risolto per determinare le concentrazioni di tutte le specie e il pH.

Dalle equazioni di equilibrio:

$[HCO_3^-] = K_1\cdot[CO_2]/[H^+]$ $[CO_3^{2-}] = K_2\cdot[HCO_3^-]/[H^+] = K_1\cdot K_2\cdot[CO_2]/[H^+]^2$

Sostituendo nella definizione di DIC:

$DIC = [CO_2]\cdot(1 + K_1/[H^+] + K_1\cdot K_2/[H^+]^2)$

$[CO_2] = DIC/(1 + K_1/[H^+] + K_1\cdot K_2/[H^+]^2)$

La pressione parziale di CO_2 è legata alla concentrazione acquosa dalla legge di Henry:

$pCO_2 = [CO_2]/K_H$

dove K_H è la costante di Henry (dipendente dalla temperatura e salinità).

L'aumento di CO_2 atmosferico porta a un aumento del DIC oceanico, che abbassa il pH (acidificazione degli oceani) secondo:

$\Delta pH \approx -\log_{10}([H^+]_finale/[H^+]_iniziale)$

La riduzione del pH ha conseguenze profonde per gli organismi marini, specialmente quelli con scheletri o gusci calcarei (coralli, molluschi), poiché la diminuzione di $[CO_3^{2-}]$ riduce la saturazione della calcite e dell'aragonite, rendendo più difficile la calcificazione.

Sezione 12.5: Spettri di Età nei Sistemi Compartimentali e il Fattore Tampone di Revelle

Il concetto di tempo di residenza introdotto nella Sezione 12.2 caratterizza correttamente un singolo compartimento isolato, ma nella rete multi-compartimentale del ciclo del carbonio (Sezione 12.3) una molecola di carbonio può attraversare più comparti prima di uscire dal sistema, ciascuno con il proprio tempo di permanenza. Questo richiede il concetto più generale di spettro di età (age spectrum), e la relazione tra ingressi e concentrazioni atmosferiche nel sistema dei carbonati rivela una non linearità essenziale che il modello lineare a comparti della Sezione 12.1 non cattura.

Lo Spettro di Età e la Funzione di Trasferimento

Per un sistema lineare descritto da $dX/dt = A \cdot X + I$ come nella Sezione 12.1, la risposta a un impulso unitario di ingresso al compartimento j al tempo 0 è data dalla matrice esponenziale $\exp(A \cdot t)$. L'elemento $[\exp(A \cdot t)]_ij$ rappresenta la frazione di una unità di massa immessa in j al tempo 0 che si trova ancora nel compartimento i al tempo t — la funzione di Green del sistema compartimentale. Lo spettro di età del compartimento i, ovvero la distribuzione di probabilità del tempo trascorso dall'ingresso nel sistema per una molecola attualmente presente in i, si ottiene integrando questa funzione di trasferimento su tutti i possibili compartimenti di ingresso, pesata per il flusso di ingresso storico. Nel caso particolare, già discusso nella Sezione 12.2, di un sistema a singolo compartimento con perdita del primo ordine, questa distribuzione si riduce all'esponenziale semplice $P(t) = (1/\tau) \cdot \exp(-t/\tau)$; in una rete multi-compartimentale, lo spettro di età è in generale una somma di più esponenziali, una per ciascun autovalore della matrice A, e può avere una coda molto più lunga del tempo di residenza medio di qualunque singolo compartimento — un aspetto cruciale per il ciclo del carbonio, in cui una piccola frazione del carbonio emesso oggi permane nel sistema climatico per millenni attraverso lo scambio con l'oceano profondo e i sedimenti.

Il Fattore Tampone di Revelle e la Saturazione del Pozzo Oceanico

Il sistema dei carbonati della Sezione 12.4 introduce una non linearità di fondamentale importanza pratica: a differenza di quanto suggerirebbe un modello a comparti lineare, un aumento percentuale del carbonio inorganico disciolto (DIC) nell'oceano non produce un aumento percentuale uguale della pressione parziale di CO_2 oceanica, bensì un aumento significativamente maggiore. Questo rapporto è quantificato dal fattore tampone di Revelle:

$R_ev = (\partial pCO_2/pCO_2) \,/\, (\partial DIC/DIC)$

ovvero il rapporto tra variazione relativa di pCO_2 e variazione relativa di DIC a alcalinità costante. Derivando dalle relazioni di equilibrio della Sezione 12.4, e sfruttando il fatto che, all'interno dell'intervallo di pH tipico dell'acqua di mare (7,8-8,3), la speciazione del carbonio inorganico è dominata dallo ione bicarbonato HCO_3^- (che costituisce oltre il 90% del DIC totale), si ottiene che piccole variazioni di DIC alterano in modo sproporzionato la piccola frazione di carbonio presente come CO_2 disciolto (dalla quale dipende direttamente pCO_2), producendo tipicamente valori $R_ev \approx 8\text{-}15$ nell'oceano attuale. Ciò significa che un aumento del 10% del DIC oceanico può tradursi in un aumento dell'80-150% della pCO_2 oceanica in equilibrio con l'atmosfera.

Implicazioni per la Capacità Futura del Pozzo Oceanico di Carbonio

Il fattore di Revelle non è costante nel tempo: cresce all'aumentare del DIC già disciolto, poiché lo spostamento dell'equilibrio verso il CO_2 disciolto a scapito del bicarbonato riduce progressivamente la capacità tampone residua del sistema carbonatico. La conseguenza diretta è che l'efficienza dell'oceano come pozzo di assorbimento del carbonio antropogenico, già oggi responsabile di circa un quarto delle emissioni cumulative, è destinata a diminuire nel tempo a parità di ulteriori emissioni: lo stesso incremento di emissioni atmosferiche produce, a un R_ev più alto, un assorbimento oceanico marginale proporzionalmente minore. Questo effetto di saturazione chimica, che si somma alla saturazione fisica legata al tempo caratteristico di mescolamento tra oceano superficiale e profondo discusso nella Sezione 12.3, rappresenta una delle principali ragioni per cui i modelli del ciclo del carbonio più realistici si discostano progressivamente, su orizzonti temporali di secoli, dalle proiezioni di un modello compartimentale puramente lineare a coefficienti costanti.

Nota Metodologica: Linearità Locale contro Non Linearità Globale

È importante chiarire la relazione, apparentemente contraddittoria, tra l'impianto lineare della Sezione 12.1 e la non linearità qui descritta: il modello a comparti $dX/dt = A \cdot X + I$ rimane valido come descrizione locale del trasporto fisico di massa tra i comparti (circolazione oceanica, scambio aria-mare governato dalla legge di Henry), ma i coefficienti di trasferimento k_ij che collegano concentrazione di CO_2 disciolto e concentrazione totale di carbonio inorganico (DIC) non sono costanti bensì funzioni non lineari dello stato chimico del sistema, come mostrato dalla dipendenza di R_ev dal DIC stesso. In pratica, i modelli operativi del ciclo del carbonio globale trattano questa non linearità chimica come un modulo separato e non lineare (il sistema dei carbonati della Sezione 12.4) accoppiato a una struttura di trasporto fisico che rimane, essa sì, ragionevolmente lineare; la scomposizione tra i due strati — lineare per il trasporto, non lineare per la chimica — è ciò che rende questi modelli trattabili analiticamente pur incorporando l'essenziale non linearità fisico-chimica del sistema.

Capitolo Tredicesimo: Modelli di Bilancio Energetico e Dinamica Climatica

Sezione 13.1: Modello di Bilancio Energetico Zero-Dimensionale

Il clima terrestre può essere concettualizzato come un sistema termodinamico che riceve energia dal Sole e la riemette nello spazio. Il modello più semplice è un bilancio energetico globale zero-dimensionale (senza risoluzione spaziale).

L'energia in ingresso (radiazione solare assorbita) è:

$$E_{in} = S_0 \cdot (1 - \alpha) \cdot \pi \cdot R_E^2 / (4 \cdot \pi \cdot R_E^2) = S_0 \cdot (1 - \alpha)/4$$

dove $S_0 \approx 1361$ W/m² è la costante solare, α l'albedo planetaria (frazione di radiazione riflessa), R_E il raggio terrestre, e il fattore 4 deriva dal rapporto tra area del disco ($\pi \cdot R_E^2$) e area della superficie sferica ($4 \cdot \pi \cdot R_E^2$).

L'energia in uscita (radiazione infrarossa emessa) è data dalla legge di Stefan-Boltzmann:

$$E_{out} = \varepsilon \cdot \sigma \cdot T^4$$

dove $\sigma = 5{,}670374 \cdot 10^{-8}$ W/(m²·K⁴) è la costante di Stefan-Boltzmann, T la temperatura effettiva della Terra, ed ε l'emissività (< 1 per effetto serra).

All'equilibrio:

$$S_0 \cdot (1 - \alpha)/4 = \varepsilon \cdot \sigma \cdot T^4$$

Risolvendo per T:

$$T = [S_0 \cdot (1 - \alpha)/(4 \cdot \varepsilon \cdot \sigma)]^{(1/4)}$$

Sostituendo valori tipici ($\alpha \approx 0,3$, $\varepsilon \approx 1$ per corpo nero):

$T = [1361 \cdot 0,7/(4 \cdot 5,67 \cdot 10^{-8})]^{(1/4)} \approx 255$ K ≈ -18°C

Questa è la temperatura effettiva di emissione. La temperatura superficiale osservata è circa 288 K (15°C), con una differenza di 33 K dovuta all'effetto serra.

Sezione 13.2: Effetto Serra e Forzante Radiativo

L'effetto serra può essere incorporato mediante un modello a due strati (two-layer model). Lo strato atmosferico assorbe radiazione infrarossa ma è trasparente alla radiazione solare. Definiamo:

- T_s: temperatura superficiale
- T_a: temperatura atmosferica
- τ: trasmissività atmosferica all'infrarosso ($0 < \tau < 1$)

Il bilancio energetico per la superficie:

$S_0 \cdot (1 - \alpha)/4 + (1 - \tau) \cdot \sigma \cdot T_a^4 = \sigma \cdot T_s^4$

Il bilancio per l'atmosfera (che emette sia verso l'alto che verso il basso):

$(1 - \tau) \cdot \sigma \cdot T_s^4 = 2 \cdot (1 - \tau) \cdot \sigma \cdot T_a^4$

Dalla seconda equazione:

$T_a^4 = T_s^4/2$

Sostituendo nella prima:

$S_0 \cdot (1 - \alpha)/4 + (1 - \tau) \cdot \sigma \cdot T_s^4/2 = \sigma \cdot T_s^4$

$S_0 \cdot (1 - \alpha)/4 = \sigma \cdot T_s^4 \cdot [1 - (1 - \tau)/2]$

$S_0 \cdot (1 - \alpha)/4 = \sigma \cdot T_s^4 \cdot (1 + \tau)/2$

$T_s = [S_0 \cdot (1 - \alpha)/(2 \cdot \sigma \cdot (1 + \tau))]^{(1/4)}$

Per $\tau = 0$ (atmosfera completamente opaca):

$T_s = [S_0 \cdot (1 - \alpha)/(2 \cdot \sigma)]^{(1/4)} = 2^{(1/4)} \cdot T_{no\text{-}greenhouse} \approx 1,19 \cdot 255 \approx 303$ K

Questo sovrastima l'effetto serra, ma illustra il principio.

Il forzante radiativo ΔF dovuto a un cambiamento nella concentrazione di gas serra è definito come il cambiamento nell'energia netta alla tropopausa. Per il CO_2, una formula empirica ampiamente usata è:

$\Delta F = 5,35 \cdot \ln(C/C_0)$ W/m²

dove C è la concentrazione attuale e C_0 quella di riferimento (tipicamente pre-industriale, 280 ppm).

Il cambiamento di temperatura risultante può essere stimato mediante:

$\Delta T = \lambda \cdot \Delta F$

dove λ è la sensibilità climatica (climate sensitivity parameter), tipicamente $\lambda \approx 0{,}3 - 1{,}0$ K/(W/m²), corrispondente a una sensibilità climatica all'equilibrio (per raddoppio di CO_2) di circa 1,5 - 5,5 K.

Sezione 13.3: Dinamica Temporale e Capacità Termica

I modelli precedenti assumono equilibrio istantaneo, ma il sistema climatico ha inerzia termica. Includendo la capacità termica dell'oceano:

$$C \cdot dT/dt = S_0 \cdot (1 - \alpha)/4 - \varepsilon \cdot \sigma \cdot T^4 + \Delta F(t)$$

dove C è la capacità termica effettiva del sistema (principalmente dell'oceano), tipicamente $C \approx 10^8$ J/(m²·K).

Linearizzando attorno a una temperatura di equilibrio T_0:

$$\varepsilon \cdot \sigma \cdot T^4 \approx \varepsilon \cdot \sigma \cdot T_0^4 + 4 \cdot \varepsilon \cdot \sigma \cdot T_0^3 \cdot (T - T_0)$$

Definendo $\Delta T = T - T_0$ e il parametro di feedback $\lambda_P = 1/(4 \cdot \varepsilon \cdot \sigma \cdot T_0^3)$:

$$C \cdot d\Delta T/dt = -(1/\lambda_P) \cdot \Delta T + \Delta F(t)$$

Questa è un'equazione differenziale lineare del primo ordine. Per un forzante costante ΔF_0 applicato al tempo t = 0:

$$\Delta T(t) = \lambda_P \cdot \Delta F_0 \cdot [1 - \exp(-t/\tau_c)]$$

dove $\tau_c = C \cdot \lambda_P$ è la costante di tempo del sistema, tipicamente dell'ordine di decenni.

Il sistema si avvicina asintoticamente alla temperatura di equilibrio:

$$\Delta T_eq = \lambda_P \cdot \Delta F_0$$

ma il 63% di questo cambiamento avviene nel tempo $\tau_c \approx$ 10-50 anni, spiegando l'inerzia del sistema climatico e il "committed warming" (riscaldamento già inevitabile anche se le emissioni cessassero immediatamente).

Sezione 13.4: Retroazioni (Feedbacks) Climatici

Il sistema climatico contiene numerose retroazioni che possono amplificare (feedback positivo) o attenuare (feedback negativo) il cambiamento iniziale di temperatura.

Feedback del vapore acqueo: la temperatura più alta aumenta l'evaporazione e la capacità dell'atmosfera di contenere vapore acqueo (secondo la relazione di Clausius-Clapeyron). Poiché il vapore acqueo è un gas serra, questo amplifica il riscaldamento.

La relazione di Clausius-Clapeyron per la pressione di saturazione del vapore acqueo è:

$$de_s/dT = (L \cdot e_s)/(R_v \cdot T^2)$$

dove $L \approx 2{,}5 \cdot 10^6$ J/kg è il calore latente di vaporizzazione, e R_v la costante dei gas per il vapore acqueo. Integrando:

$$e_s(T) = e_s(T_0) \cdot \exp[L \cdot (1/T_0 - 1/T)/(R_v \cdot T_0 \cdot T)]$$

Per piccole variazioni di temperatura:

$$de_s/e_s \approx (L/(R_v \cdot T^2)) \cdot dT \approx 0{,}06 \cdot dT \text{ (per } T \approx 288 \text{ K)}$$

Un aumento di 1 K porta a circa 6% in più di vapore acqueo, corrispondente a un forzante radiativo addizionale di circa 2 W/m^2, che produce ulteriore riscaldamento. Il guadagno del feedback (gain) è definito come:

$$g = \Delta T_con_feedback/\Delta T_senza_feedback = 1/(1 - f)$$

dove f è il fattore di feedback. Per il vapore acqueo, $f \approx 0{,}4\text{-}0{,}5$, quindi $g \approx 1{,}7\text{-}2$, raddoppiando quasi la risposta.

Feedback dell'albedo ghiaccio-neve: temperature più alte riducono l'estensione di ghiacci e neve, che hanno alto albedo ($\alpha \approx 0{,}6\text{-}0{,}8$). La superficie esposta (oceano o terra) ha albedo più basso ($\alpha \approx 0{,}1\text{-}0{,}3$), assorbendo più radiazione solare e amplificando il riscaldamento.

Matematicamente, l'albedo diventa funzione della temperatura:

$$\alpha(T) = \alpha_0 + d\alpha/dT \cdot (T - T_0)$$

con $d\alpha/dT < 0$. Il forzante radiativo addizionale è:

$$\Delta F_albedo = -S_0 \cdot \Delta\alpha/4$$

Feedback delle nubi: le nubi hanno effetti complessi e contrapposti. Aumentano l'albedo (effetto raffreddante, shortwave feedback) ma aumentano anche l'effetto serra (effetto riscaldante, longwave feedback). Il segno netto dipende dall'altitudine, spessore e tipo di nube. Le nubi alte e sottili (cirri) tendono a riscaldare; le nubi basse e spesse (stratocumuli) tendono a raffreddare. Questo feedback rimane il più incerto nei modelli climatici.

Il feedback totale del sistema può essere espresso come somma di contributi individuali:

$$\lambda_tot = \lambda_P/(1 - \sum_i f_i)$$

dove i feedback individuali f_i includono vapore acqueo, albedo, nubi, lapse rate, ecc.

Sezione 13.5: Il Modello a Due Strati Oceanici e il Divario tra Sensibilità Climatica Transitoria ed Equilibrio

Il modello a singolo strato della Sezione 13.3, pur incorporando l'inerzia termica del sistema climatico attraverso un'unica capacità termica effettiva C, predice una risposta a un singolo tempo caratteristico τ_c. Le osservazioni della risposta climatica reale a forzanti impulsivi (ad esempio le eruzioni vulcaniche) e i risultati dei modelli climatici globali accoppiati mostrano invece una risposta a due scale temporali distinte, che il modello a singolo strato non può catturare per costruzione, poiché un'equazione differenziale lineare del primo ordine ammette un solo modo di rilassamento esponenziale.

Formalizzazione del Modello a Due Strati (Two-Box Energy Balance Model)

Si estenda il modello introducendo esplicitamente due riserve di calore accoppiate: uno strato oceanico superficiale (mixed layer), con capacità termica C_1 e temperatura anomala T_1, e uno strato oceanico profondo, con capacità termica molto maggiore $C_2 \gg C_1$ e temperatura anomala T_2. Lo scambio di calore tra i due strati è proporzionale alla loro differenza di temperatura, con coefficiente di accoppiamento $\varkappa$ (in $W/(m^2 \cdot K)$):

$$C_1 \cdot dT_1/dt = \Delta F(t) - \lambda \cdot T_1 - \varkappa \cdot (T_1 - T_2)$$

$$C_2 \cdot dT_2/dt = \varkappa \cdot (T_1 - T_2)$$

dove $\Delta F(t)$ è il forzante radiativo, già definito nella Sezione 13.2, e $\lambda = 1/\lambda_P$ è il parametro di retroazione climatica totale della Sezione 13.4 (inverso della sensibilità climatica λ_P). Il primo termine dello strato superficiale descrive lo scambio radiativo diretto con lo spazio (come nel modello a singolo strato), mentre il termine $-\varkappa\cdot(T_1 - T_2)$ rappresenta il calore che fluisce dallo strato superficiale a quello profondo, un pozzo di calore addizionale che rallenta il riscaldamento della superficie.

Soluzione a Due Modi Esponenziali

Questo sistema lineare accoppiato di due equazioni differenziali del primo ordine ammette, per un forzante costante ΔF_0 applicato al tempo $t = 0$, una soluzione che è combinazione di due esponenziali con costanti di tempo distinte, τ_fast e τ_slow, ottenute dagli autovalori della matrice del sistema linearizzato:

$$T_1(t) = \Delta T_eq \cdot [1 - a_f\cdot\exp(-t/\tau_fast) - a_s\cdot\exp(-t/\tau_slow)]$$

dove $a_f + a_s = 1$ e i pesi relativi dei due modi dipendono dal rapporto tra le capacità termiche e dal coefficiente di accoppiamento $\varkappa$. Il modo veloce, con τ_fast tipicamente dell'ordine di pochi anni, riflette l'equilibratura rapida dello strato oceanico superficiale, di capacità termica relativamente piccola; il modo lento, con τ_slow dell'ordine di secoli, riflette il lento riscaldamento dello strato oceanico profondo, di capacità termica enormemente maggiore. Poiché $a_f > a_s$ tipicamente, la risposta osservata su orizzonti temporali di decenni è dominata dal modo veloce, e appare quindi come un rapido avvicinamento a un falso equilibrio parziale, seguito da un rilassamento molto più lento verso l'equilibrio vero.

Sensibilità Climatica Transitoria contro Sensibilità Climatica di Equilibrio

Questa struttura a due tempi è la ragione matematica della distinzione, centrale nella letteratura climatica, tra sensibilità climatica transitoria (Transient Climate Response, TCR) — il riscaldamento osservato al momento del raddoppio della CO_2 in uno scenario di crescita graduale delle emissioni, quando il modo lento è ancora lontano dall'essersi manifestato — e la sensibilità climatica di equilibrio (Equilibrium Climate Sensitivity, ECS) già introdotta nella Sezione 13.2, che rappresenta il riscaldamento totale una volta che anche lo strato oceanico profondo ha raggiunto l'equilibrio termico, tipicamente dopo secoli o millenni. La TCR è sistematicamente inferiore all'ECS, spesso di un fattore prossimo a 0,6, e questa distinzione ha conseguenze dirette per l'interpretazione ecologica dei dati osservativi: il riscaldamento già osservato nell'ultimo secolo riflette prevalentemente TCR, mentre gran parte del riscaldamento già impegnato dalle emissioni cumulative storiche (il "committed warming" menzionato nella Sezione 13.3) rimane nascosto nel modo lento, ancora da manifestarsi indipendentemente da qualunque ulteriore emissione.

Nota Metodologica: Vincoli Osservativi e il Dibattito sulla Sensibilità Climatica

La stima empirica dei parametri $\varkappa$, C_2 e λ a partire da serie storiche di temperatura e forzante radiativo è un problema statisticamente delicato, perché il record strumentale disponibile (circa 150 anni) è dell'ordine di grandezza di τ_slow stesso, rendendo difficile vincolare separatamente il modo lento dal solo record osservativo senza fare affidamento anche su altre linee di evidenza indipendenti — ricostruzioni paleoclimatiche, la risposta a forzanti impulsivi come le eruzioni vulcaniche, ed emergent constraints derivati da modelli climatici globali. Questa difficoltà di identificazione statistica è una delle ragioni tecniche, complementari a quella discussa nella Sezione 14.5 a proposito del teorema dismale di Weitzman, per cui l'intervallo di stima della sensibilità climatica di equilibrio è rimasto relativamente ampio (circa 2,5-4 K per raddoppio di CO_2 nelle valutazioni più recenti) nonostante decenni di ricerca e un notevole miglioramento della qualità dei dati osservativi disponibili.

Capitolo Quattordicesimo: Modelli di Valutazione Integrata (IAM)

Sezione 14.1: Struttura dei Modelli IAM

I Modelli di Valutazione Integrata (Integrated Assessment Models, IAM) accoppiamo sistemi economici, energetici e climatici per analizzare politiche di mitigazione del cambiamento climatico. La struttura generale include tre moduli interconnessi:

1. **Modulo economico**: descrive la produzione, consumo, investimenti
2. **Modulo energetico/emissioni**: descrive la generazione di energia e le emissioni risultanti
3. **Modulo climatico**: descrive il ciclo del carbonio e il clima

Un esempio paradigmatico è il modello DICE (Dynamic Integrated Climate-Economy), sviluppato da William Nordhaus (premio Nobel 2018).

La funzione di produzione aggregata è tipicamente di tipo Cobb-Douglas:

$$Y(t) = A(t) \cdot K(t)^{\alpha} \cdot L(t)^{(1-\alpha)}$$

dove Y è il prodotto (output), A la produttività totale dei fattori (tecnologia), K il capitale, L il lavoro, e α la quota del capitale (tipicamente $\alpha \approx 0{,}3$).

Il consumo C e l'investimento I sono legati all'output:

$$Y = C + I + D(T)$$

dove $D(T)$ rappresenta i danni economici dovuti al cambiamento climatico, tipicamente modellati come:

$$D(T) = Y \cdot d_1 \cdot \Delta T + Y \cdot d_2 \cdot \Delta T^2$$

con $d_1, d_2 > 0$ coefficienti di danno. Questa forma quadratica riflette l'assunzione che i danni crescano più che proporzionalmente con la temperatura.

L'accumulazione di capitale segue:

$$dK/dt = I - \delta \cdot K$$

dove δ è il tasso di deprezzamento del capitale.

Le emissioni E sono legate all'output mediante l'intensità di carbonio:

$$E(t) = \sigma(t) \cdot Y(t) \cdot (1 - \mu(t))$$

dove $\sigma(t)$ è l'intensità di emissione (emissioni per unità di prodotto, che decresce nel tempo per progresso tecnologico), e $\mu(t)$ è il tasso di abbattimento (fraction of emissions abated).

L'abbattimento ha un costo:

$$C_abate(t) = \theta_1 \cdot \mu(t)^{\theta_2} \cdot Y(t)$$

con $\theta_2 > 1$, riflettendo costi marginali crescenti dell'abbattimento.

Sezione 14.2: Ottimizzazione Intertemporale e Social Discount Rate

L'obiettivo della politica ottimale è massimizzare il benessere sociale intertemporale, tipicamente rappresentato dall'utilità scontata:

$$W = \int_0^{\infty} U(C(t)) \cdot L(t) \cdot \exp(-\varrho \cdot t) \cdot dt$$

dove U(C) è l'utilità del consumo pro capite, L(t) la popolazione, e ϱ il tasso di sconto sociale puro (pure rate of social time preference).

Una forma comune per l'utilità è la funzione CRRA (Constant Relative Risk Aversion):

$U(C) = (C^{(1-\eta)} - 1)/(1 - \eta)$

per $\eta > 0$ ($\eta = 1$ corrisponde al logaritmo: $U(C) = \ln(C)$). Il parametro η rappresenta l'avversione alla disuguaglianza o al rischio: valori più alti implicano maggiore avversione.

Il tasso di sconto effettivo (effective discount rate) include sia ϱ che la crescita del consumo:

$r_eff = \varrho + \eta \cdot g_C$

dove $g_C = (1/C) \cdot dC/dt$ è il tasso di crescita del consumo. Questa è l'equazione di Ramsey per il tasso di sconto.

Il problema di ottimizzazione diventa:

$\max_\{\mu(t), I(t)\}\ W = \int_0^{\infty} U(C(t)) \cdot L(t) \cdot \exp(-\varrho \cdot t) \cdot dt$

soggetto a:

$dK/dt = I - \delta \cdot K\ C + I + C_abate + D = Y\ dC_A/dt = E - R_assorbimento\ \Delta T = f(C_A)$

dove C_A è la concentrazione atmosferica di CO_2 e la relazione tra concentrazione e temperatura è data dal sistema climatico semplificato.

Questo è un problema di controllo ottimale che può essere risolto mediante il principio del massimo di Pontryagin o programmazione dinamica. Le condizioni del primo ordine forniscono la "regola di Hotelling" generalizzata per l'allocazione ottimale delle risorse tra consumo presente e futuro.

Sezione 14.3: Carbon Pricing e Tassa Ottimale sul Carbonio

Il prezzo ombra (shadow price) del carbonio $\tau(t)$ rappresenta il costo sociale marginale di emettere una tonnellata aggiuntiva di CO_2. Emerge come moltiplicatore di Lagrange nell'ottimizzazione.

La condizione di ottimalità per l'abbattimento è:

$\partial C_abate/\partial \mu = \tau \cdot Y \cdot \sigma$

Derivando il costo di abbattimento:

$\theta_1 \cdot \theta_2 \cdot \mu^{(\theta_2 - 1)} \cdot Y = \tau \cdot Y \cdot \sigma$

$\mu^* = [\tau \cdot \sigma/(\theta_1 \cdot \theta_2)]^{(1/(\theta_2 - 1))}$

Il tasso di abbattimento ottimale cresce con il prezzo del carbonio τ.

L'evoluzione temporale del prezzo del carbonio segue l'equazione di Hotelling modificata:

$d\tau/dt = (r_eff - \partial D/\partial C_A \cdot \partial C_A/\partial t) \cdot \tau$

dove il termine $\partial D/\partial C_A$ rappresenta il danno marginale di un aumento di concentrazione. In assenza di danni crescenti, τ cresce al tasso di sconto; con danni, l'evoluzione è modificata.

Una formulazione alternativa considera il danno marginale scontato lungo l'orizzonte temporale:

$\tau(t) = \int_t^{\infty} [\partial D(s)/\partial E(t)] \cdot \exp[-r_eff \cdot (s-t)] \cdot ds$

Questo rappresenta il valore presente di tutti i danni futuri causati da un'emissione marginale al tempo t. Se i danni sono quadratici in temperatura e la temperatura è approssimativamente lineare nelle emissioni cumulative:

$$\tau(t) \approx 2 \cdot d_2 \cdot \Delta T(t) \cdot (\partial T / \partial E_cum) \cdot (1 / r_eff)$$

dove E_cum è il cumulo totale di emissioni.

Sezione 14.4: Incertezza e Analisi di Scenario

I modelli IAM sono soggetti a profonda incertezza su parametri chiave: sensibilità climatica, funzione di danno, tasso di sconto, progresso tecnologico. L'analisi di scenario esplora come i risultati cambiano al variare di queste assunzioni.

L'approccio Bayesiano tratta i parametri come variabili aleatorie con distribuzioni di probabilità. Sia θ il vettore dei parametri incerti e $\pi(\theta)$ la distribuzione a priori. Date osservazioni Y, la distribuzione a posteriori è:

$$\pi(\theta \mid Y) \propto L(Y \mid \theta) \cdot \pi(\theta)$$

dove $L(Y \mid \theta)$ è la verosimiglianza.

Le previsioni future incorporano questa incertezza:

$$p(X_futuro \mid Y) = \int p(X_futuro \mid \theta) \cdot \pi(\theta \mid Y) \cdot d\theta$$

dove X_futuro rappresenta variabili di interesse (temperatura, danni, ecc.).

La teoria della decisione sotto incertezza suggerisce criteri alternativi al valore atteso. Il criterio maximin (Rawls) massimizza il benessere nello scenario peggiore:

$$\max_\mu \min_\theta W(\mu, \theta)$$

Il criterio di minimizzazione del rimpianto (minimax regret) cerca di minimizzare il massimo rimpianto ex-post:

$$\min_\mu \max_\theta [W^*(\theta) - W(\mu, \theta)]$$

dove $W^*(\theta)$ è il benessere ottimale se θ fosse noto con certezza.

L'analisi di robustezza valuta quali politiche performano ragionevolmente bene attraverso un'ampia gamma di scenari, anche se non sono ottimali in nessuno scenario particolare.

Sezione 14.5: Rischio di Coda Profondo e il Teorema Dismale di Weitzman

L'analisi di scenario descritta nella Sezione 14.4 tratta l'incertezza sui parametri climatici come un problema di inferenza bayesiana standard, in cui una distribuzione a posteriori ragionevolmente concentrata alimenta un calcolo di valore atteso. Martin Weitzman ha mostrato che questa impostazione può essere strutturalmente inadeguata quando il parametro incerto più rilevante — la sensibilità climatica di equilibrio S, definita come l'aumento di temperatura globale di equilibrio per un raddoppio della concentrazione di CO_2 — è esso stesso oggetto di incertezza strutturale piuttosto che di semplice rischio statistico.

Codaimento Indotto dall'Apprendimento Bayesiano su Varianza Incerta

Il punto di partenza è un risultato di teoria della probabilità apparentemente innocuo: se un osservatore stima la media di un processo gaussiano ma non conosce con certezza la sua varianza, e aggiorna entrambe le quantità per via bayesiana a partire da un numero finito di osservazioni, la distribuzione predittiva a posteriori non è più gaussiana ma segue una distribuzione t di Student. Quest'ultima possiede code che decadono come una legge di potenza anziché esponenzialmente:

$$f(S) \propto [1 + (S - \mu)^2/(\nu \cdot s^2)]^{-(\nu+1)/2}$$

per grandi valori di S, ovvero $f(S) \propto S^{-(\nu+1)}$ asintoticamente. Poiché la sensibilità climatica S è stimata da un numero finito di ricostruzioni paleoclimatiche e simulazioni di modelli, esattamente sotto l'incertezza congiunta su media e varianza appena descritta, la sua distribuzione a posteriori erediterà strutturalmente questo codaimento a legge di potenza, indipendentemente da quanto informativi siano i dati disponibili: più osservazioni restringono il nucleo della distribuzione ma non eliminano la coda a legge di potenza, che è una conseguenza dell'incertezza sulla varianza stessa, non della scarsità di dati sulla media.

Divergenza dell'Utilità Attesa Marginale

Si consideri ora l'effetto di un simile codaimento sul calcolo del benessere atteso della Sezione 14.2. Sia D(S) la funzione di danno, crescente in S, e sia $C(S) = Y \cdot [1 - D(S)]$ il consumo residuo dopo i danni climatici in funzione della sensibilità. Con utilità CRRA, l'utilità marginale attesa di un'ulteriore unità di emissioni evitate è proporzionale a:

$$E[U'(C(S))] = \int C(S)^{-\eta} \cdot f(S) \cdot dS$$

Se, per S grande, i danni saturano il consumo in modo che C(S) decada come una legge di potenza in S (ad esempio $C(S) \propto S^{-\varkappa}$ per qualche $\varkappa > 0$, riflettendo danni che eliminano una frazione crescente del prodotto), l'integrando si comporta per S grande come $S^{\varkappa \cdot \eta} \cdot S^{-(\nu+1)}$. L'integrale converge se e solo se:

$$\varkappa \cdot \eta < \nu$$

Quando questa condizione è violata — ovvero quando l'avversione al rischio η è sufficientemente elevata rispetto ai gradi di libertà ν della distribuzione a posteriori di S — l'utilità marginale attesa diverge: la disponibilità a pagare per evitare un incremento marginale di emissioni diventa formalmente illimitata. Questo è il nucleo del cosiddetto "teorema dismale" di Weitzman: sotto queste condizioni, il calcolo costo-beneficio standard della Sezione 14.3, che confronta un costo marginale di abbattimento finito con un beneficio marginale atteso, perde di significato, perché il secondo termine non è un numero finito.

Implicazioni per la Valutazione del Rischio Ecologico Catastrofico

La struttura logica del teorema dismale non è specifica al clima: si applica a qualunque sistema in cui (i) un parametro strutturale che governa la severità di un impatto è stimato da un numero finito di osservazioni con incertezza sia sulla media sia sulla dispersione, e (ii) la funzione di danno associata cresce sufficientemente rapidamente. Rischi ecologici con potenziale di soglie catastrofiche scarsamente vincolate — collasso di calotte glaciali, punti di non ritorno in cicli biogeochimici quali quelli discussi nel Capitolo Dodicesimo, o transizioni di fase in ecosistemi come quelle trattate nel Capitolo Ventiquattresimo — condividono questa struttura epistemica: la conoscenza disponibile vincola bene lo scenario centrale ma lascia la coda superiore della distribuzione di impatto governata più dall'ignoranza strutturale che dai dati osservati. In questi contesti, un'analisi costo-beneficio che tratti l'incertezza come se fosse ben approssimata da una distribuzione a varianza finita può sistematicamente sottostimare il valore della prevenzione, motivando un ricorso esplicito a criteri di robustezza o precauzionali (quale il criterio maximin già introdotto nella Sezione 14.4) come alternativa, o come complemento, al calcolo del valore atteso nella regione di coda.

Nota Metodologica: Un Teorema, non un Verdetto Definitivo

Il teorema dismale ha generato un dibattito acceso nella letteratura di economia climatica, ed è opportuno presentarlo con le dovute cautele piuttosto che come un risultato conclusivo. Nordhaus e altri hanno osservato che la divergenza dell'utilità attesa è in ultima analisi un artefatto della scelta di una funzione di utilità CRRA illimitata inferiormente: se si adotta un'utilità limitata (bounded utility), come è ragionevole assumere per qualunque agente reale la cui disponibilità a pagare non può eccedere le proprie risorse totali, la divergenza scompare per costruzione. Il valore del risultato di Weitzman non risiede quindi in una prescrizione politica diretta, ma nell'aver reso esplicito un punto concettuale importante: la scelta della forma funzionale dell'utilità e della coda della distribuzione a priori non sono dettagli tecnici neutrali, ma assunzioni che possono determinare qualitativamente la conclusione dell'intera analisi costo-beneficio, ben oltre quanto normalmente riconosciuto nella pratica standard della modellistica IAM.

Parte VI: Modelli Stocastici Avanzati, Teoria dell'Informazione ed Episteme Ecologica

Capitolo Quindicesimo: Processi Stocastici Complessi e Dinamica Non-Markoviana

Sezione 15.1: Processi di Lévy e Distribuzioni Fat-Tailed

Molti fenomeni ecologici mostrano distribuzioni di probabilità con code pesanti (fat tails) che non possono essere catturate da distribuzioni gaussiane. Esempi includono le distanze di dispersione degli organismi, le dimensioni delle perturbazioni ambientali, e le fluttuazioni nelle popolazioni.

I processi di Lévy forniscono un framework matematico generale per descrivere questi fenomeni. Un processo di Lévy L(t) è un processo stocastico a incrementi indipendenti e stazionari con L(0) = 0. La caratteristica distintiva è che può avere salti di ampiezza finita, al contrario del moto browniano che ha traiettorie continue.

La distribuzione degli incrementi $\Delta L = L(t + \Delta t) - L(t)$ è caratterizzata dalla funzione caratteristica:

$$\varphi(k) = E[\exp(i \cdot k \cdot \Delta L)]$$

Per un processo di Lévy stabile simmetrico, la distribuzione ha code che decadono come:

$$P(|\Delta L| > x) \propto x^{(-\alpha)}$$

dove $0 < \alpha \leq 2$ è l'indice di stabilità. Il caso $\alpha = 2$ corrisponde alla distribuzione gaussiana; $\alpha < 2$ produce code pesanti.

La varianza di un processo di Lévy con $\alpha < 2$ è infinita, il che implica che grandi deviazioni dalla media sono relativamente probabili. Questo è rilevante per modellare eventi estremi in ecologia, come invasioni biologiche, epidemie, o collassi di popolazione.

Un'equazione differenziale stocastica con salti di Lévy può essere scritta:

$$dX = \mu(X) \cdot dt + \sigma(X) \cdot dW + \int_{-\infty}^{\infty} z \cdot \tilde{N}(dt, dz)$$

dove dW è l'incremento del moto browniano (stocasticità gaussiana), e $\tilde{N}(dt, dz)$ è la misura di Poisson compensata che descrive i salti. Il termine integrale rappresenta la somma di tutti i salti di ampiezza z che occorrono nell'intervallo dt.

Sezione 15.2: Memoria e Processi Frazionari

I processi ecologici spesso mostrano memoria: lo stato presente dipende non solo dallo stato immediatamente precedente ma da tutta la storia passata. I processi frazionari forniscono un modo per incorporare questa memoria a lungo raggio.

Il moto browniano frazionario (fBm) B_H(t) è una generalizzazione del moto browniano standard caratterizzata dall'indice di Hurst H ∈ (0, 1). La funzione di autocorrelazione degli incrementi è:

Corr[B_H(t+s) - B_H(t), B_H(t) - B_H(t-s)] = 2^(2H-1) - 1

Per H = 0,5, si recupera il moto browniano standard (nessuna correlazione). Per H > 0,5, gli incrementi sono positivamente correlati (persistenza): un incremento positivo tende ad essere seguito da altri incrementi positivi. Per H < 0,5, gli incrementi sono negativamente correlati (anti-persistenza): un incremento positivo tende ad essere seguito da un incremento negativo.

In ecologia, la persistenza (H > 0,5) può rappresentare processi con inerzia, come successioni ecologiche o cambiamenti climatici graduali. L'anti-persistenza (H < 0,5) può descrivere meccanismi regolatori forti, come dinamiche preda-predatore con oscillazioni rapide.

Le equazioni differenziali stocastiche frazionarie incorporano derivate frazionarie:

D^α_t X = f(X, t) + σ·η(t)

dove D^α_t è la derivata frazionaria di Caputo:

D^α_t X(t) = (1/Γ(1-α))·∫₀^t (t-s)^(-α)·dX/ds·ds

per 0 < α < 1. Questa derivata è un operatore non locale: il valore presente dipende da tutta la storia passata con pesi che decadono come una power-law.

La soluzione di equazioni frazionarie tipicamente mostra diffusione anomala. Il displacement quadratico medio cresce come:

⟨X²(t)⟩ ∝ t^α

Per α = 1 si ha diffusione normale; α < 1 è sub-diffusione (diffusione rallentata, tipica di ambienti eterogenei o con trappole); α > 1 è super-diffusione (diffusione accelerata, tipica di dispersione con volo di Lévy).

Sezione 15.3: Modelli Stocastici Strutturati per Età e Stadio

Le popolazioni strutturate richiedono estensioni stocastiche delle equazioni deterministiche di Leslie o Lefkovitch. Consideriamo una popolazione divisa in n classi di età o stadio con vettore di popolazione N = (N₁, N₂, ..., N_n)^T.

Il modello deterministico è:

N(t+1) = A·N(t)

dove A è la matrice di proiezione con elementi a_ij (contributo della classe j alla classe i).

La versione stocastica tratta N_i come variabili aleatorie. Un approccio è il modello multinomiale dove il numero di individui che transitano dalla classe j alla classe i segue una distribuzione multinomiale. La probabilità che un individuo nella classe j transiti alla classe i è p_ij = a_ij/∑_i a_ij.

Il numero di individui nella classe i al tempo t+1 è:

N_i(t+1) = ∑_j Binomiale(N_j(t), p_ij) + Poisson(f_i·∑_j N_j(t))

dove il primo termine descrive sopravvivenza e transizioni, il secondo descrive nuove nascite (con f_i tassi di fecondità).

Per popolazioni grandi, si può usare un'approssimazione diffusiva. Definendo la deviazione x_i = N_i - ⟨N_i⟩:

$$dx_i/dt = \sum_j a_{ij}\cdot\langle N_j\rangle + \sum_j \sqrt{(a_{ij}\cdot\langle N_j\rangle)}\cdot\xi_j(t)$$

dove ξ_j(t) sono processi di rumore bianco indipendenti.

La matrice di covarianza Σ_ij = Cov[N_i, N_j] evolve secondo:

$$d\Sigma/dt = A\cdot\Sigma + \Sigma\cdot A^T + B$$

dove B è una matrice che dipende dai tassi demografici e incorpora la stocasticità demografica.

All'equilibrio stazionario (se esiste), la covarianza soddisfa l'equazione di Lyapunov:

$$A\cdot\Sigma^* + \Sigma^*\cdot A^T + B = 0$$

La soluzione fornisce le fluttuazioni stocastiche attorno all'equilibrio deterministico.

Sezione 15.4: Stima dei Parametri e Inferenza Statistica per Processi a Memoria Lunga

La trattazione precedente ha caratterizzato i processi di Lévy e i processi frazionari dal punto di vista della loro struttura matematica, assumendo note le quantità che li definiscono — l'indice di stabilità α e l'esponente di Hurst H. In pratica, tali parametri devono essere stimati a partire da serie temporali ecologiche finite e rumorose, e questa stima pone problemi statistici non banali che meritano un trattamento esplicito.

Analisi R/S e Stima dell'Esponente di Hurst

Il metodo classico per stimare H a partire da una serie temporale osservata ξ(1), ξ(2), …, ξ(n) è l'analisi rescaled range (R/S), introdotta da Hurst nel contesto idrologico e successivamente adottata in ecologia. Data la serie, si definisce la deviazione cumulata dalla media su una finestra di lunghezza n:

$$X(k) = \sum_{i=1}^{k} [\xi(i) - \langle\xi\rangle_n], \quad k = 1, \ldots, n$$

dove ⟨ξ⟩_n è la media campionaria sulla finestra. Il range riscalato è definito come:

$$R(n) = \max_k X(k) - \min_k X(k)$$

e S(n) è la deviazione standard campionaria della serie sulla stessa finestra. Il rapporto R(n)/S(n) segue, per processi a memoria lunga, la legge di scala asintotica:

$$E[R(n)/S(n)] \approx c \cdot n^H$$

Applicando il logaritmo, log(R/S) = log(c) + H·log(n), l'esponente H si ottiene come pendenza di una regressione lineare di log(R/S) contro log(n), calcolata su finestre di lunghezza crescente ottenute suddividendo la serie originale in sotto-blocchi. Questo procedimento, per quanto semplice da implementare, è noto per essere sensibile a trend di breve periodo e a componenti stagionali, che possono generare stime spurie di H anche in assenza di vera memoria lunga.

Detrended Fluctuation Analysis

Un'alternativa più robusta alla trattazione di trend non stazionari è la detrended fluctuation analysis (DFA). La serie cumulata Y(k) = ∑_{i=1}^{k}[ξ(i) - ⟨ξ⟩] viene suddivisa in segmenti di lunghezza s; in ciascun segmento si stima un polinomio locale (tipicamente di primo o secondo ordine) Y_s(k) e si calcola la fluttuazione residua:

$$F(s) = \sqrt{\{ (1/N) \cdot \sum_{k=1}^{N} [Y(k) - Y_s(k)]^2 \}}$$

Ripetendo il calcolo per diverse scale s, si ottiene ancora una relazione di potenza F(s) ∝ s^H, e H si stima dalla pendenza in scala doppio-logaritmica. Poiché la rimozione del trend polinomiale locale avviene segmento per segmento, la DFA è significativamente meno sensibile a non stazionarietà lente rispetto all'analisi R/S, ed è oggi il metodo preferito nelle applicazioni a serie ecologiche di abbondanza, dove trend demografici di fondo sono la norma piuttosto che l'eccezione.

Stima dell'Indice di Coda tramite lo Stimatore di Hill

Per la stima dell'indice di stabilità α di una distribuzione a coda pesante — rilevante, ad esempio, per caratterizzare la distribuzione empirica delle distanze di dispersione — lo strumento standard è lo stimatore di Hill. Ordinati i valori assoluti osservati in ordine decrescente X_(1) ≥ X_(2) ≥ … ≥ X_(n), e fissato un numero k di osservazioni estreme da utilizzare nella stima, lo stimatore è:

$$\hat{\alpha} = [(1/k) \cdot \sum_{i=1}^{k} \ln(X_{(i)} / X_{(k+1)})]^{-1}$$

Lo stimatore di Hill sfrutta unicamente la coda superiore della distribuzione empirica, il che lo rende consistente sotto ipotesi relativamente deboli sulla forma della distribuzione, ma introduce un compromesso cruciale nella scelta di k: un k troppo piccolo produce una stima ad alta varianza (poche osservazioni estreme disponibili), mentre un k troppo grande introduce bias includendo osservazioni che non appartengono al vero regime di coda. La pratica standard è costruire il cosiddetto "Hill plot", ovvero il grafico di $\hat{\alpha}$ in funzione di k, e identificare una regione di stabilità (plateau) in cui la stima varia poco al variare di k.

Implicazioni per la Progettazione di Corridoi Ecologici e Aree Protette

La distinzione tra un regime di dispersione a varianza finita (α ≥ 2) e uno a coda pesante (α < 2) non è un dettaglio tecnico, ma ha conseguenze dirette sulla progettazione della connettività ecologica. I modelli classici di dimensionamento dei corridoi, fondati sull'equazione di diffusione gaussiana, assumono implicitamente una varianza finita dello spostamento e quindi una probabilità trascurabile di eventi di dispersione a lunga distanza. Quando la distribuzione empirica delle distanze di dispersione presenta invece code pesanti — come osservato ripetutamente per semi trasportati dal vento, propaguli marini e alcuni insetti migratori — il rischio è una sistematica sottostima della probabilità di colonizzazione di patch lontani. Un corridore progettato sulla base della sola varianza gaussiana può risultare, in questo regime, sia superfluo per la connettività a corto raggio (già garantita dal nucleo centrale della distribuzione) sia insufficiente a intercettare gli eventi rari di dispersione a lunga distanza che, cumulativamente, possono dominare la velocità di espansione di un areale.

Nota Metodologica: Identificabilità e Limiti Empirici

È opportuno segnalare esplicitamente i limiti di questi metodi di stima quando applicati a serie ecologiche reali, tipicamente brevi (poche decine di osservazioni annuali) rispetto agli standard richiesti dalla teoria asintotica che ne giustifica l'uso. Sia la stima di H tramite R/S o DFA, sia la stima di α tramite lo stimatore di Hill, richiedono formalmente n → ∞ per le loro proprietà di consistenza; su campioni finiti, entrambe le procedure sono soggette a bias di piccolo campione che può produrre falsi segnali di memoria lunga o di codaimento pesante anche in processi generati da meccanismi markoviani a varianza finita, semplicemente per effetto di un numero limitato di osservazioni estreme o di una non stazionarietà non completamente rimossa. La conclusione metodologica è che nessuna di queste stime va interpretata isolatamente: l'attribuzione di memoria lunga o di comportamento a coda pesante a un sistema ecologico specifico richiede la convergenza di più stimatori indipendenti, un controllo esplicito per non

stazionarietà, e — quando possibile — una motivazione meccanicistica indipendente (ad esempio un processo di trasporto noto per generare codaimento pesante) piuttosto che la sola evidenza statistica descrittiva.

Capitolo Sedicesimo: Teoria dell'Informazione in Ecologia

Sezione 16.1: Entropia di Shannon e Complessità Ecologica

La teoria dell'informazione, sviluppata da Claude Shannon nel 1948 per le comunicazioni, trova profonde applicazioni in ecologia. L'entropia di Shannon misura l'incertezza o il contenuto informativo di una distribuzione di probabilità.

Per una comunità ecologica con S specie e abbondanze relative p_1, p_2, ..., p_S, l'entropia è:

$$H = -\sum_{i=1}^{S} p_i \cdot \log_2(p_i)$$

misurata in bit (usando $\log_2$) o nat (usando ln). Questa quantità rappresenta il numero medio di domande binarie (sì/no) necessarie per identificare la specie di un individuo scelto casualmente.

L'entropia è massima quando tutte le specie hanno uguale abbondanza:

$$H_{max} = \log_2(S)$$

e minima (H = 0) quando una sola specie è presente.

La ridondanza R misura quanto la distribuzione osservata devia dalla massima entropia:

$$R = 1 - H/H_{max} = 1 - H/\log_2(S)$$

Una ridondanza alta indica dominanza di poche specie; ridondanza bassa indica equitabilità.

L'entropia può essere scomposta gerarchicamente per comunità strutturate. Per una metacomunità con m siti locali:

$$H_\gamma = H_\alpha + H_\beta$$

dove H_γ è l'entropia totale della metacomunità, H_α è l'entropia media all'interno dei siti, e H_β è l'entropia tra siti (diversità beta informazionale).

Matematicamente:

$$H_\alpha = \sum_k w_k \cdot H_k$$

dove w_k è il peso del sito k (tipicamente proporzionale all'abbondanza totale) e H_k l'entropia locale.

$$H_\beta = -\sum_i p_i^{(\gamma)} \cdot \log_2(p_i^{(\gamma)} / \bar{p}_i^{(\alpha)})$$

dove $p_i^{(\gamma)}$ è l'abbondanza relativa della specie i nella metacomunità e $\bar{p}_i^{(\alpha)}$ è l'abbondanza relativa media nei siti locali.

Sezione 16.2: Informazione Mutua e Interazioni tra Specie

L'informazione mutua I(X; Y) quantifica quanto sapere il valore di una variabile X riduce l'incertezza su un'altra variabile Y:

$$I(X; Y) = H(X) + H(Y) - H(X, Y)$$

$= \sum_x \sum_y p(x, y) \cdot \log_2[p(x, y)/(p(x) \cdot p(y))]$

dove H(X, Y) è l'entropia congiunta e p(x, y) la distribuzione congiunta.

In ecologia, X e Y potrebbero rappresentare le presenze/assenze di due specie. Un'alta informazione mutua indica che le specie co-occorrono (o si escludono mutuamente) più di quanto ci si aspetterebbe per caso, suggerendo interazioni biologiche.

L'informazione mutua normalizzata:

I_norm(X; Y) = I(X; Y)/min[H(X), H(Y)]

varia da 0 (indipendenza) a 1 (dipendenza perfetta).

Per networks ecologici, l'informazione mutua può quantificare la forza delle connessioni. Dato un network trofico, definiamo X_i come il vettore delle abbondanze temporali della specie i. L'informazione mutua I(X_i; X_j) misura quanto la dinamica di i è predittiva della dinamica di j.

Un network di informazione può essere costruito dove il peso del legame tra i e j è I(X_i; X_j). Questo network cattura correlazioni statistiche che possono derivare da interazioni dirette (predazione, competizione) o indirette (effetti mediati da terze specie).

Sezione 16.3: Massima Entropia e Inferenza Ecologica

Il principio di massima entropia (MaxEnt), formalizzato da Edwin Jaynes, afferma che la distribuzione di probabilità più ragionevole è quella con massima entropia soggetta ai vincoli noti. Questo fornisce un metodo di inferenza quando i dati sono limitati.

In ecologia, MaxEnt è usato per modelli di distribuzione delle specie. Dato un insieme di localizzazioni di presenza della specie e variabili ambientali $E = (E_1, E_2, ..., E_n)$, vogliamo stimare la distribuzione di probabilità p(E) che la specie occupi un sito con caratteristiche ambientali E.

I vincoli derivano dai dati di presenza. Se f_k(E) è la k-esima caratteristica ambientale, il vincolo è:

$\sum_E p(E) \cdot f_k(E) = \langle f_k \rangle_{empirico}$

dove la somma è su tutti i possibili valori di E, e il lato destro è il valore medio osservato nei siti di presenza.

Il problema di ottimizzazione è:

$\max H[p] = -\sum_E p(E) \cdot \ln(p(E))$

soggetto a:

$\sum_E p(E) = 1$ $\sum_E p(E) \cdot f_k(E) = c_k$ per ogni k

Usando i moltiplicatori di Lagrange $\lambda_0, \lambda_1, ..., \lambda_n$, il Lagrangiano è:

$L = -\sum_E p(E) \cdot \ln(p(E)) + \lambda_0 \cdot [1 - \sum_E p(E)] + \sum_k \lambda_k \cdot [c_k - \sum_E p(E) \cdot f_k(E)]$

Derivando rispetto a p(E) e ponendo uguale a zero:

$\partial L/\partial p(E) = -\ln(p(E)) - 1 - \lambda_0 - \sum_k \lambda_k \cdot f_k(E) = 0$

$p(E) = \exp(-1 - \lambda_0 - \sum_k \lambda_k \cdot f_k(E))$

Definendo la funzione di partizione $Z = \exp(1 + \lambda_0)$:

$p(E) = (1/Z) \cdot \exp(-\sum_k \lambda_k \cdot f_k(E))$

Questa è una distribuzione di Gibbs (o distribuzione esponenziale). I parametri λ_k sono determinati imponendo i vincoli:

$\partial \ln(Z)/\partial \lambda_k = -c_k$

Questo porta a un sistema di equazioni non lineari che può essere risolto numericamente mediante metodi iterativi (tipicamente gradient ascent o LBFGS).

La probabilità relativa che la specie occupi un pixel con caratteristiche E rispetto alla distribuzione di sfondo (ambiente disponibile) $p_0(E)$ è:

$p(E)/p_0(E) = \exp(-\sum_k \lambda_k \cdot f_k(E))$

Questa quantità, detta "raw output" in MaxEnt, può essere convertita in probabilità di presenza mediante calibrazione.

Sezione 16.4: Inferenza Bayesiana e Modelli Gerarchici

L'approccio Bayesiano alla modellizzazione ecologica tratta i parametri come variabili aleatorie e aggiorna le credenze attraverso i dati. Il teorema di Bayes:

$p(\theta|D) = [p(D|\theta) \cdot p(\theta)]/p(D)$

dove θ sono i parametri, D i dati, $p(\theta)$ la distribuzione a priori, $p(D|\theta)$ la verosimiglianza, e $p(\theta|D)$ la distribuzione a posteriori.

La costante di normalizzazione:

$p(D) = \int p(D|\theta) \cdot p(\theta) \cdot d\theta$

è spesso intrattabile analiticamente, richiedendo metodi computazionali come Markov Chain Monte Carlo (MCMC).

I modelli gerarchici Bayesiani sono particolarmente potenti per dati ecologici strutturati. Consideriamo dati di conteggio di una specie in multipli siti e anni. La struttura gerarchica è:

Livello dei dati: $Y_{i,t} \sim \text{Poisson}(\lambda_{i,t})$

Livello del processo: $\log(\lambda_{i,t}) = \alpha_i + \beta \cdot t + \varepsilon_{i,t}$ $\varepsilon_{i,t} \sim \text{Normal}(0, \sigma^2_\text{process})$

Livello dei parametri: $\alpha_i \sim \text{Normal}(\mu_\alpha, \sigma^2_\alpha)$ $\beta \sim \text{Normal}(\mu_\beta, \sigma^2_\beta)$

Questo modello decompone la variabilità in componenti: variabilità osservazionale (Poisson sampling), variabilità del processo (fluttuazioni ambientali), e variabilità tra siti (eterogeneità spaziale).

La distribuzione a posteriori congiunta è:

$p(\alpha, \beta, \sigma^2, \mu, ...|Y) \propto [\prod_{i,t} p(Y_{i,t}|\lambda_{i,t})] \cdot [\prod_{i,t} p(\lambda_{i,t}|\alpha_i, \beta, \sigma^2)] \cdot [\prod_i p(\alpha_i|\mu_\alpha, \sigma^2_\alpha)] \cdot p(\beta, \mu, \sigma, ...)$

La stima avviene mediante campionamento MCMC, tipicamente usando Gibbs sampling o Hamiltonian Monte Carlo.

Un vantaggio fondamentale dell'approccio Bayesiano è la quantificazione naturale dell'incertezza. Invece di stimatori puntuali, si ottengono distribuzioni complete. Gli intervalli credibili al 95%:

$$P(\theta_low < \theta < \theta_high \mid D) = 0{,}95$$

hanno interpretazione probabilistica diretta, a differenza degli intervalli di confidenza frequentisti.

Sezione 16.5: Divergenza di Kullback-Leibler, Entropia di Trasferimento e Direzionalità Causale

L'informazione mutua I(X; Y) introdotta nella Sezione 16.2 è per costruzione simmetrica: I(X; Y) = I(Y; X). Questa simmetria è un limite serio quando l'obiettivo non è solo rilevare che due variabili ecologiche sono statisticamente associate, ma stabilire quale delle due, se alcuna, guidi l'altra — una domanda di direzionalità causale che l'informazione mutua, da sola, non può porre.

Divergenza di Kullback-Leibler come Generalizzazione dell'Entropia

Uno strumento propedeutico è la divergenza di Kullback-Leibler (o entropia relativa), che misura la distanza informazionale tra due distribuzioni di probabilità p e q definite sullo stesso spazio di stati:

$$D_KL(p \,\|\, q) = \sum_x p(x) \cdot \log_2[p(x)/q(x)]$$

Questa quantità è sempre non negativa (disuguaglianza di Gibbs) e si annulla se e solo se p = q, ma non è una metrica in senso stretto poiché in generale $D_KL(p\|q) \neq D_KL(q\|p)$. In ecologia, D_KL trova impiego naturale nel confrontare una distribuzione di abbondanze relative osservata con una distribuzione di riferimento attesa sotto un modello nullo — ad esempio la distribuzione uniforme (massima entropia, Sezione 16.1) o una distribuzione neutrale di Hubbell — fornendo una misura dello scostamento del sistema osservato dal modello nullo più informativa del semplice confronto tra i valori di entropia H(p) e H(q), poiché D_KL tiene conto della forma completa delle due distribuzioni e non solo della loro dispersione aggregata. La stessa quantità è, inoltre, l'ingrediente concettuale con cui il criterio di informazione di Akaike (già introdotto nella Sezione 17.4) approssima la perdita di informazione attesa nel sostituire il processo generatore vero dei dati con un modello candidato.

Entropia di Trasferimento: Informazione Mutua Direzionale

L'entropia di trasferimento (transfer entropy), introdotta da Schreiber (2000), risolve il problema della simmetria condizionando esplicitamente sulla storia passata delle due serie temporali. Date due serie temporali X_t e Y_t, l'entropia di trasferimento da Y a X è definita come:

$$TE_\{Y \to X\} = \sum p(x_\{t+1\}, x_t^n, y_t^m) \cdot \log_2[\, p(x_\{t+1\} \mid x_t^n, y_t^m) \,/\, p(x_\{t+1\} \mid x_t^n) \,]$$

dove $x_t^n = (x_t, x_\{t-1\}, \ldots, x_\{t-n+1\})$ e y_t^m sono le storie recenti (di lunghezza n ed m rispettivamente) delle due serie. Intuitivamente, $TE_\{Y \to X\}$ misura la riduzione di incertezza sul valore futuro di X ottenuta conoscendo la storia recente di Y, al netto dell'informazione già contenuta nella storia propria di X. Se la dinamica di X è completamente determinata dalla propria storia passata (X markoviana e indipendente da Y), allora $TE_\{Y \to X\} = 0$. La quantità è in generale asimmetrica, $TE_\{Y \to X\} \neq TE_\{X \to Y\}$, permettendo di distinguere, ad esempio, se la variabilità climatica guida le fluttuazioni di una popolazione più di quanto la popolazione retroagisca sul clima locale — un'asimmetria del tutto invisibile alla sola informazione mutua simmetrica della Sezione 16.2.

L'entropia di trasferimento è formalmente equivalente, sotto ipotesi di gaussianità delle serie, al più noto test di causalità di Granger nel dominio lineare; il suo valore aggiunto rispetto a quest'ultimo risiede nella capacità di catturare anche dipendenze non lineari, rilevanti in sistemi ecologici caratterizzati da soglie, saturazioni e risposte a regime (come nei modelli di risposta funzionale già incontrati nel Capitolo Secondo).

Applicazione: Reti di Causalità in Comunità Multi-Specie

Calcolando TE_{X_j→X_i} per ogni coppia ordinata di specie in una comunità monitorata nel tempo, si può costruire un grafo diretto di influenza informazionale che integra la struttura del network di informazione mutua non direzionale già discusso nella Sezione 16.2 con un'indicazione, seppur statistica e non meccanicistica, del verso prevalente dell'influenza. Questo approccio è stato impiegato per distinguere, in reti trofiche monitorate ad alta risoluzione temporale, il ruolo di specie che fungono da "driver" prevalenti della dinamica comunitaria (alta entropia di trasferimento in uscita, bassa in entrata) da specie prevalentemente "responsive" (il pattern opposto), una distinzione operativa utile per la prioritizzazione degli sforzi di monitoraggio e di conservazione quando le risorse per un monitoraggio esaustivo dell'intera comunità sono limitate.

Nota Metodologica: Causalità Statistica non è Causalità Meccanicistica

È essenziale non sovra-interpretare un valore di entropia di trasferimento significativamente diverso da zero come prova di un meccanismo causale diretto: come ogni misura basata esclusivamente sulla struttura statistica delle serie temporali osservate, TE_{Y→X} > 0 è compatibile tanto con un'influenza causale diretta di Y su X quanto con la presenza di una causa comune non osservata Z che influenza entrambe le serie con ritardi temporali diversi, generando un'apparente direzionalità spuria. Inoltre, la stima di TE da serie ecologiche reali richiede la stima di distribuzioni di probabilità congiunte in spazi di dimensione crescente con n ed m, un problema affetto da una severa maledizione della dimensionalità che, su serie temporali ecologiche tipicamente brevi, produce stime fortemente distorte verso l'alto in assenza di correzioni per il bias del piccolo campione (ad esempio mediante ricampionamento per permutazione della serie temporale sorgente per costruire una distribuzione nulla di riferimento). L'entropia di trasferimento va quindi trattata come uno strumento di generazione di ipotesi causali da sottoporre a verifica indipendente, non come una prova conclusiva di meccanismo.

Capitolo Diciassettesimo: Rilevamento Imperfetto e Modelli Occupancy

Sezione 17.1: Il Problema del Rilevamento Imperfetto

Un problema fondamentale nell'ecologia empirica è che le specie non sempre vengono rilevate anche quando presenti (false assenze). Ignorare il rilevamento imperfetto porta a stime distorte di occupazione, abbondanza, e trend.

Il framework dei modelli occupancy, sviluppato da MacKenzie e collaboratori, separa esplicitamente il processo ecologico (presenza/assenza della specie) dal processo di osservazione (rilevamento).

Sia ψ_i la probabilità che il sito i sia occupato, e p_{i,j} la probabilità di rilevare la specie nel sito i durante la visita j, dato che è presente.

Per ogni sito, conduciamo J visite ripetute. Definiamo:

z_i = 1 se il sito è occupato, 0 altrimenti (variabile latente, non osservata) y_{i,j} = 1 se la specie è rilevata nella visita j, 0 altrimenti

La probabilità di non rilevare mai la specie in J visite a un sito occupato è:

$P(y_{i,1}=0, ..., y_{i,J}=0 \mid z_i=1) = \prod_{j=1}^{J} (1-p_{i,j}) = (1-p)^J$

(assumendo p costante per semplicità).

La probabilità di osservare la storia di rilevamenti h_i = (y_{i,1}, ..., y_{i,J}) è:

$P(h_i) = \psi_i \cdot P(h_i \mid z_i=1) + (1-\psi_i) \cdot P(h_i \mid z_i=0)$

Se la specie non è mai rilevata (h_i = (0, 0, ..., 0)):

$P(h_i=0) = \psi_i \cdot (1-p)^J + (1-\psi_i)$

Se è rilevata almeno una volta:

$P(h_i) = \psi_i \cdot [\prod\{j: y\{i,j\}=1\} p] \cdot [\prod\{j: y\{i,j\}=0\} (1-p)]$

La verosimiglianza per tutti i siti è:

$L(\psi, p \mid y) = \prod_i P(h_i)$

Massimizzando questa verosimiglianza si ottengono stime di ψ e p. Crucialmente, i due parametri sono identificabili solo se ci sono visite ripetute ($J \geq 2$ minimamente, $J \geq 3$ preferibilmente).

Sezione 17.2: Covariati e Modelli Dinamici di Occupancy

I parametri di occupazione e rilevamento possono dipendere da covariati. Una formulazione generale usa la regressione logistica:

$\text{logit}(\psi_i) = \alpha_0 + \alpha_1 \cdot X_\{i,1\} + \alpha_2 \cdot X_\{i,2\} + \ldots \quad \text{logit}(p_\{i,j\}) = \beta_0 + \beta_1 \cdot W_\{i,j,1\} + \beta_2 \cdot W_\{i,j,2\} + \ldots$

dove X sono covariati a livello di sito (habitat, elevazione, ecc.) e W covariati a livello di visita (tempo meteorologico, ora del giorno, ecc.).

I modelli dinamici di occupancy estendono il framework a dati multi-stagione. Introduciamo probabilità di colonizzazione γ_i (un sito vuoto diventa occupato) e estinzione locale ε_i (un sito occupato diventa vuoto).

La probabilità di occupazione al tempo t+1 è:

$\psi_i^{(t+1)} = \psi_i^{(t)} \cdot (1 - \varepsilon_i) + (1 - \psi_i^{(t)}) \cdot \gamma_i$

Questa equazione di ricorrenza descrive la dinamica metapopolazionale.

All'equilibrio dinamico:

$\psi^* = \psi^* \cdot (1 - \varepsilon) + (1 - \psi^*) \cdot \gamma$

$\psi^* \cdot \varepsilon = (1 - \psi^*) \cdot \gamma$

$\psi^* = \gamma / (\gamma + \varepsilon)$

La verosimiglianza multi-stagione considera la storia completa di rilevamenti e incorpora le transizioni tra stati:

$L = \prod_i [P(z_i^{(1)}) \cdot \prod\{t=1\}^{T-1} P(z_i^{(t+1)} \mid z_i^{(t)}) \cdot \prod\{t=1\}^{T} \prod\{j=1\}^{J_t} P(y_\{i,j\}^{(t)} \mid z_i^{(t)})]$

dove la prima probabilità è determinata da $\psi^{(1)}$, le transizioni da γ e ε, e le osservazioni da p.

Sezione 17.3: N-Mixture Models per Abbondanza

Quando le osservazioni sono conteggi (numero di individui rilevati) piuttosto che presenza/assenza, i modelli N-mixture stimano l'abbondanza latente N_i al sito i.

Il modello assume:

Processo ecologico: $N_i \sim \text{Poisson}(\lambda_i)$ o $N_i \sim \text{Negative-Binomial}(r, p)$

Processo di osservazione: Y_{i,j} | N_i ~ Binomial(N_i, p_{i,j})

Il conteggio osservato è un sottoinsieme dell'abbondanza vera, con probabilità di rilevamento individuale p.

La verosimiglianza marginalizza sull'abbondanza latente:

P(Y_{i,1}, ..., Y_{i,J}) = ∑{*N_i=0*}^∞ *P(N_i)*·∏{j=1}^J P(Y_{i,j} | N_i)

Per il modello Poisson-Binomial:

P(y_i) = ∑_{N=max(y_i)}^∞ [Poisson(N | λ_i)·∏*j Binomial(y*{i,j} | N, p_j)]

Questa somma può essere calcolata numericamente troncando a un N sufficientemente grande.

L'abbondanza media stimata è:

Ê[N_i] = λ̂_i/p̂

dove λ̂_i è il tasso Poisson stimato e p̂ la probabilità di rilevamento media.

Sezione 17.4: Selezione del Modello e Occupancy Multi-Specie

Nella pratica, raramente si dispone di un solo modello candidato per ψ e p: si è generalmente interessati a confrontare diverse combinazioni di covariati (ad esempio ψ costante contro ψ dipendente dall'habitat, p costante contro p dipendente dalle condizioni meteorologiche di visita). Il confronto avviene tipicamente mediante il criterio di informazione di Akaike:

AIC = -2·ln(L̂) + 2·K

dove L̂ è la verosimiglianza massimizzata del modello (definita nella Sezione 17.1) e K il numero di parametri stimati. Il modello con AIC più basso è preferito; la differenza ΔAIC_i = AIC_i - AIC_min quantifica il supporto relativo per il modello i, e i pesi di Akaike

w_i = exp(-ΔAIC_i/2) / ∑_r exp(-ΔAIC_r/2)

forniscono una misura della probabilità relativa che ciascun modello candidato sia il migliore nell'insieme considerato, permettendo inferenza basata sulla media pesata dei modelli (model averaging) quando nessun singolo modello domina nettamente gli altri.

Il framework occupancy a singola specie può essere esteso al caso di due o più specie che occupano gli stessi siti, per studiare pattern di co-occorrenza al netto del rilevamento imperfetto. Nel modello a due specie, oltre a ψ_A (probabilità di occupazione della specie A) si definiscono probabilità di occupazione condizionate per la specie B: ψ_BA se A è presente nel sito, ψ_Ba se A è assente. Un fattore di interazione delle specie (species interaction factor) può essere definito come:

φ = ψ_AB / (ψ_A · ψ_B)

dove ψ_AB è la probabilità congiunta di co-occorrenza. Il valore φ = 1 corrisponde a indipendenza fra le distribuzioni delle due specie (nessuna associazione al netto del rilevamento imperfetto), φ > 1 indica co-occorrenza più frequente dell'atteso sotto indipendenza (associazione positiva, compatibile con facilitazione o uso condiviso dell'habitat), mentre φ < 1 indica co-occorrenza meno frequente dell'atteso (associazione negativa, compatibile con esclusione competitiva o segregazione di nicchia). Un contributo essenziale di questo approccio è che la stima di φ tiene esplicitamente conto della possibilità che l'assenza apparente di una specie in un sito occupato dall'altra sia un artefatto del rilevamento imperfetto piuttosto che una reale segregazione spaziale.

Sezione 17.5: Design del Campionamento, Potenza Statistica e Modelli con Falsi Positivi

I modelli occupancy presentati nelle sezioni precedenti assumono implicitamente che il campionamento sia già stato condotto; nella pratica della progettazione di uno studio, però, il ricercatore deve decidere a priori come allocare uno sforzo di campionamento limitato tra il numero di siti S da visitare e il numero di visite ripetute J per sito, un compromesso che ha conseguenze dirette sulla precisione delle stime risultanti.

Allocazione Ottimale dello Sforzo di Campionamento

Per uno sforzo totale fissato N = S·J (ad esempio il numero totale di giornate di campo disponibili), la varianza asintotica dello stimatore di massima verosimiglianza ψ̂ dipende dalla scelta di J attraverso la probabilità di rilevamento cumulata p† = 1 - (1-p)^J, ovvero la probabilità di rilevare la specie almeno una volta in J visite a un sito occupato. Un risultato standard di teoria dell'informazione di Fisher applicato a questo modello mostra che la varianza approssimata dello stimatore è:

$$\mathrm{Var}(\hat{\psi}) \approx \psi\cdot(1-\psi) / S + \psi\cdot(1-p\dagger) / (S\cdot p\dagger^2) \cdot [\text{termine correttivo in p e J}]$$

Il primo addendo rappresenta la varianza binomiale irriducibile che si avrebbe con rilevamento perfetto (p† = 1); il secondo addendo, che si annulla quando p† → 1, rappresenta l'inflazione di varianza dovuta al rilevamento imperfetto. MacKenzie e Royle (2005) hanno mostrato che, a parità di sforzo totale N = S·J, esiste un numero ottimale di visite per sito J* che minimizza questa varianza, e che tale ottimo dipende criticamente dalla probabilità di rilevamento per visita p: quando p è elevata (specie facilmente rilevabile quando presente), J* è piccolo e conviene destinare lo sforzo risparmiato a un maggior numero di siti S, aumentando la precisione sulla componente spaziale della stima; quando p è bassa (specie elusiva o rara), sono necessarie più visite ripetute per raggiungere una probabilità cumulata di rilevamento accettabile, a scapito del numero di siti campionabili con lo stesso sforzo totale. Una regola pratica emersa da queste analisi è che, per p inferiore a circa 0,15-0,2, destinare più di 3-4 visite per sito produce guadagni di precisione marginali decrescenti rispetto all'alternativa di aggiungere nuovi siti.

Rilevamento Imperfetto con Falsi Positivi

Il framework di MacKenzie assume che, sebbene il rilevamento possa mancare la specie quando presente (falso negativo), un rilevamento positivo sia sempre corretto: non esistono falsi positivi. Questa assunzione è sempre più problematica con l'adozione di metodi di rilevamento indiretto — monitoraggio acustico automatizzato, fototrappole con classificazione automatica, DNA ambientale (eDNA) — in cui l'errore di identificazione (confusione con specie simili, contaminazione di campioni) può generare rilevamenti spuri. Royle e Link (2006), e successivamente Miller e collaboratori (2011), hanno esteso il modello occupancy per accogliere esplicitamente questa possibilità, introducendo due probabilità di rilevamento distinte:

p_{11} = probabilità di un rilevamento positivo corretto, dato che il sito è occupato (vero positivo)

p_{10} = probabilità di un rilevamento positivo spurio, dato che il sito non è occupato (falso positivo)

La probabilità di osservare una storia di rilevamenti h_i in un sito occupato differisce ora da quella in un sito non occupato non più in modo banale (0 vs p), ma attraverso due processi bernoulliani distinti con parametri p_{11} e p_{10} rispettivamente. La verosimiglianza risultante è una miscela a due componenti che, in linea di principio, permette di stimare separatamente ψ, p_{11} e p_{10} da dati di sola presenza/assenza ripetuta, a condizione che le probabilità di rilevamento vero e falso non siano troppo simili tra loro.

Identificabilità e Necessità di Dati Ausiliari

In pratica, la stima simultanea di ψ, p_{11} e p_{10} dal solo pattern di rilevamenti ripetuti è debolmente identificabile: pattern osservati quasi indistinguibili possono derivare da combinazioni molto diverse dei tre parametri, in particolare quando la specie è rara (ψ basso) e il tasso di falsi positivi non è trascurabile.

La soluzione pratica adottata nella letteratura consiste nel raccogliere, per un sottoinsieme dei rilevamenti positivi, una conferma indipendente e certa — ad esempio la verifica genetica di un campione acustico ambiguo, o la validazione di una fototrappola da parte di un secondo osservatore esperto — che fornisce un ancoraggio informativo indispensabile a separare p_{11} da p_{10} nella verosimiglianza congiunta. In assenza di questo ancoraggio, ignorare la possibilità di falsi positivi porta sistematicamente a sovrastimare ψ (poiché alcuni rilevamenti spuri in siti non occupati vengono attribuiti a occupazione reale con rilevamento imperfetto), un bias che può essere particolarmente insidioso nei programmi di monitoraggio su larga scala che si affidano sempre più a sensori automatizzati privi di verifica umana sistematica.

Capitolo Diciottesimo: Riflessioni Epistemologiche e Filosofiche

Sezione 18.1: Il Problema della Rappresentazione Matematica della Natura

Giunti al termine di questo trattato, è doveroso riflettere criticamente sulla natura stessa dell'impresa di matematizzare l'ecologia. Ogni modello matematico è necessariamente un'astrazione che cattura alcuni aspetti della realtà mentre ne trascura altri. Come affermava il statistico George Box, "tutti i modelli sono sbagliati, ma alcuni sono utili". La questione filosofica profonda è: in che senso un modello può essere "vero"?

Il realismo scientifico sostiene che le teorie scientifiche (incluse quelle matematiche) mirano a descrivere la realtà come essa è realmente, indipendentemente dalle nostre osservazioni. In questa prospettiva, le equazioni differenziali che descrivono la dinamica di popolazione catturano leggi naturali genuine che governano il comportamento degli organismi.

L'anti-realismo o strumentalismo, al contrario, vede i modelli matematici come meri strumenti per organizzare le osservazioni e fare previsioni, senza necessariamente corrispondere a strutture ontologiche reali. Un'equazione logistica non descrive come la natura "realmente" funziona, ma fornisce un dispositivo computazionale conveniente.

Una posizione intermedia, il realismo strutturale, propone che ciò che viene preservato nei modelli di successo non sono le entità specifiche ma le relazioni strutturali. Le equazioni matematiche catturano la struttura delle relazioni causali e delle dipendenze, anche se le variabili individuali possono essere idealizzazioni.

Nel contesto ecologico, questa distinzione ha conseguenze pratiche. Se prendiamo un atteggiamento strumentale, il valore di un modello risiede unicamente nella sua capacità predittiva. Un modello complesso con molti parametri che produce previsioni accurate è superiore a un modello semplice meno accurato. Ma se adottiamo il realismo strutturale, preferiamo modelli parsimoniosi che catturano meccanismi causali fondamentali, anche a costo di qualche accuratezza predittiva, perché tali modelli hanno maggiore portata esplicativa e generalizzabilità.

Sezione 18.2: Riduzionismo vs Emergenza nei Sistemi Ecologici

Un dibattito filosofico centrale riguarda la relazione tra livelli di organizzazione. Il riduzionismo sostiene che i fenomeni a livello macroscopico (ecosistemi, comunità) possono in linea di principio essere completamente spiegati in termini di processi a livello microscopico (individui, interazioni tra paia di organismi).

Matematicamente, questo corrisponderebbe all'affermazione che i modelli di popolazione aggregati (equazioni logistiche, Lotka-Volterra) potrebbero essere derivati rigorosamente da modelli basati su individui (individual-based models, IBM) attraverso opportuni limiti e approssimazioni.

In effetti, molti modelli deterministici possono essere derivati come limiti di campo medio di processi stocastici a livello individuale. La derivazione dell'equazione logistica da un modello di nascita-morte ne è un esempio. Tuttavia, questa derivazione richiede assunzioni (popolazione grande, mixing completo, parametri demografici costanti) che spesso non sono soddisfatte.

L'emergenza, al contrario, suggerisce che livelli superiori di organizzazione esibiscono proprietà e regolarità che non possono essere dedotte, nemmeno in linea di principio, dalla conoscenza completa del livello inferiore. Philip Anderson, nel suo celebre articolo "More Is Different", argomentò che ciascun livello di complessità richiede nuove leggi e concetti.

In ecologia, fenomeni come la stabilità di comunità complesse, l'organizzazione spaziale auto-organizzata (pattern di Turing), o le transizioni di regime possono essere visti come emergenti. Le equazioni che descrivono questi fenomeni a livello macroscopico non sono meri riassunti statistici della dinamica microscopica, ma catturano nuove regolarità che esistono solo a quel livello.

La matematica offre strumenti per rendere più precisa questa discussione. Le tecniche di coarse-graining e rinormalizzazione, mutuate dalla fisica statistica, permettono di derivare sistematicamente descrizioni macroscopiche da microscopiche, identificando quali informazioni del livello fine vengono preservate e quali vengono "integrate via". La presenza di parametri d'ordine e transizioni di fase indica strutture emergenti.

Sezione 18.3: Limiti della Prevedibilità e Caos Deterministico

Un aspetto filosoficamente profondo emerso dalla teoria dei sistemi dinamici è che la determinazione non implica prevedibilità. Sistemi governati da equazioni differenziali completamente deterministiche possono mostrare comportamento caotico: dipendenza sensibile dalle condizioni iniziali tale che traiettorie inizialmente arbitrariamente vicine divergono esponenzialmente.

Il sistema di Lorenz, paradigmatico del caos:

$dx/dt = \sigma \cdot (y - x)$ $dy/dt = x \cdot (\varrho - z) - y$ $dz/dt = x \cdot y - \beta \cdot z$

mostra che conoscenza perfetta delle leggi dinamiche non è sufficiente per previsione a lungo termine se l'incertezza sulle condizioni iniziali è inevitabile (come sempre è nella pratica).

In ecologia, evidenza di caos deterministico è stata trovata in esperimenti di laboratorio (ad esempio, popolazioni di Tribolium) e alcuni dati di campo. Tuttavia, distinguere caos deterministico da stocasticità ambientale rimane difficile con dati limitati.

L'implicazione epistemologica è che esistono limiti intrinseci, non solo pratici, alla prevedibilità. Anche con un modello perfetto e misurazioni arbitrariamente accurate, l'orizzonte di previsione è finito. Questo non è un difetto della scienza ma una proprietà del mondo.

Lyapunov dimostrò che l'orizzonte di previsione è inversamente proporzionale all'esponente di Lyapunov λ:

$\tau_pred \propto 1/\lambda \cdot \ln(\varepsilon_initial/\varepsilon_tolerance)$

dove $\varepsilon_initial$ è l'incertezza iniziale ed $\varepsilon_tolerance$ l'errore tollerabile. Anche riducendo l'incertezza iniziale di ordini di grandezza (ln cresce lentamente), l'orizzonte aumenta solo linearmente.

Questo suggerisce che in ecologia dobbiamo abbandonare l'ideale di previsione precisa a lungo termine per molti sistemi, focalizzandoci invece su previsioni probabilistiche, scenari qualitativi, o identificazione di soglie critiche e punti di non ritorno.

Sezione 18.4: Etica della Modellizzazione e Responsabilità Scientifica

I modelli ambientali hanno conseguenze pratiche immediate: informano politiche di conservazione, gestione delle risorse, valutazioni di rischio ambientale. Questo conferisce responsabilità etica particolare ai modellatori.

Un problema centrale è la comunicazione dell'incertezza. I modelli climatici, ad esempio, producono range di previsioni a seconda degli scenari di emissione e dell'incertezza parametrica. Presentare solo la previsione centrale senza quantificare l'incertezza può indurre falsa confidenza. Ma presentare incertezza estesa può essere interpretato come ignoranza che giustifica inazione.

Il principio di precauzione suggerisce che in presenza di rischio di danni gravi e irreversibili, l'assenza di certezza scientifica completa non dovrebbe essere usata come ragione per posporre misure preventive. Matematicamente, questo può essere formalizzato mediante teoria della decisione robusta: cercare politiche che performano ragionevolmente bene nel caso peggiore, piuttosto che ottimizzare rispetto alla previsione più probabile.

Un'altra considerazione etica riguarda i trade-off intertemporali. I modelli di valutazione integrata che guidano politiche climatiche dipendono criticamente dal tasso di sconto sociale. Un tasso alto implica che benessere futuro conta poco, favorendo consumo presente; un tasso basso dà maggior peso alle generazioni future.

Non esiste risposta puramente tecnica a questa domanda: è intrinsecamente etica. Il filosofo Derek Parfit ha argomentato che dovremmo assegnare peso uguale al benessere di tutti gli individui indipendentemente da quando vivono (tasso di sconto puro $\varrho = 0$). Altri, come William Nordhaus, hanno difeso tassi positivi basati su preferenze temporali osservate e produttività del capitale.

La matematica può chiarificare le implicazioni di diverse scelte etiche, ma non può di per sé determinare quali valori dovremmo adottare. Questo sottolinea che la modellizzazione ambientale non è mai puramente tecnica: incorpora sempre assunzioni valoriali che dovrebbero essere esplicitate e discusse democraticamente.

Sezione 18.5: Verso una Sintesi: Matematica come Linguaggio dell'Ecologia

In ultima analisi, la matematica non è semplicemente uno strumento che applichiamo all'ecologia dall'esterno, ma piuttosto il linguaggio naturale per esprimere relazioni quantitative, dinamiche temporali, strutture spaziali e dipendenze causali che costituiscono l'essenza dei fenomeni ecologici.

Galileo affermò che il libro della natura è scritto nel linguaggio della matematica. Questa metafora ha limiti: la natura non è letteralmente un libro, e la matematica non è un linguaggio pre-esistente in cui la natura è codificata, ma piuttosto un sistema formale che noi costruiamo e che, sorprendentemente, risulta essere straordinariamente efficace nel catturare regolarità naturali.

Eugene Wigner parlò dell'"irragionevole efficacia della matematica nelle scienze naturali". Perché la matematica, un prodotto del pensiero umano astratto, dovrebbe essere così potente nel descrivere il mondo fisico ed ecologico? Questa rimane una delle domande filosofiche più profonde.

Una risposta possibile è che la matematica e la natura condividono certe strutture perché il pensiero matematico stesso si è evoluto in risposta a regolarità nel mondo naturale. La cognizione numerica, la percezione spaziale, il ragionamento causale hanno basi evolutive. La matematica più astratta emerge da estensioni e formalizzazioni di queste capacità cognitive fondamentali.

In ecologia, l'integrazione tra matematica e biologia ha prodotto insights che nessuna delle due discipline avrebbe potuto raggiungere separatamente. La matematica ha portato rigore, precisione e potere predittivo; l'ecologia ha portato ricchezza empirica, complessità realistica e rilevanza per problemi urgenti di conservazione e sostenibilità.

Il futuro della matematica ambientale richiede ulteriore integrazione. Da un lato, incorporare più biologia realistica: eterogeneità individuale, plasticità fenotipica, evoluzione adattativa. Dall'altro, sviluppare nuovi strumenti matematici: teorie per sistemi multi-scala, framework per incertezza profonda, metodi per big data ecologici.

Ma richiede anche umiltà epistemica: riconoscimento che i nostri modelli sono sempre parziali, provvisori, condizionali. La mappa non è il territorio. Le equazioni sono lenti attraverso cui vediamo la natura, non la natura stessa. Tuttavia, affinando queste lenti matematiche, possiamo vedere più chiaramente, comprendere più profondamente, e agire più saggiamente per preservare la straordinaria complessità e bellezza del mondo vivente.

Sezione 18.6: Sottodeterminazione, Pluralismo dei Modelli e la Disciplina del Dato

Le sezioni precedenti hanno affrontato la natura della rappresentazione matematica (18.1), il rapporto tra livelli di organizzazione (18.2), i limiti della prevedibilità (18.3) e le dimensioni etiche della modellizzazione (18.4). Resta da affrontare un problema epistemologico che attraversa trasversalmente ciascuno dei ventiquattro capitoli precedenti di questo trattato: la sottodeterminazione della teoria da parte dei dati, e la disciplina metodologica che essa richiede a chi costruisce modelli ecologici.

La Tesi di Duhem-Quine Applicata alla Modellistica Ecologica

Pierre Duhem, e successivamente Willard Van Orman Quine, osservarono che nessuna ipotesi scientifica viene mai messa alla prova isolatamente: ogni confronto tra previsione teorica e osservazione coinvolge, oltre all'ipotesi di interesse, un intero insieme di assunzioni ausiliarie (sulla strumentazione, sulle condizioni al contorno, sui processi di disturbo trascurati) che potrebbero, in linea di principio, essere responsabili di un disaccordo osservato altrettanto quanto l'ipotesi stessa. In ecologia matematica, questa tesi si manifesta con particolare forza: quando un modello di dinamica di popolazione, di rete trofica o di ciclo biogeochimico non riproduce accuratamente i dati osservati, il fallimento può derivare dalla forma funzionale scelta per l'interazione centrale (l'ipotesi di interesse), ma altrettanto plausibilmente da una qualunque delle assunzioni ausiliarie intessute nel modello — stazionarietà dei parametri, chiusura del sistema rispetto a processi esterni non modellati, adeguatezza della scala spaziale o temporale di aggregazione scelta. Questa ambiguità strutturale è la ragione profonda per cui, come illustrato ripetutamente in questo trattato (dal confronto risposta funzionale di tipo II contro tipo III della Sezione 2.4, alla distinzione tra causalità statistica e meccanicistica della Sezione 16.5), un singolo confronto modello-dati raramente costituisce una prova conclusiva, e perché la pratica scientifica matura richiede la convergenza di più linee di evidenza indipendenti prima di accordare fiducia sostanziale a un meccanismo proposto.

Pluralismo dei Modelli come Risposta Metodologica

Una risposta metodologica alla sottodeterminazione, ormai consolidata nella pratica della modellistica ambientale contemporanea, è il pluralismo dei modelli: anziché cercare il singolo modello "corretto", si costruisce e si mantiene deliberatamente un ensemble di modelli strutturalmente distinti, ciascuno basato su assunzioni ausiliarie diverse, e si riportano le previsioni come distribuzioni attraverso l'ensemble anziché come singole traiettorie puntuali. Questo approccio, già incontrato in forma concreta nella valutazione della strategia di gestione (MSE) della Sezione 4.5 e nell'analisi di scenario dei modelli IAM della Sezione 14.4, non elimina la sottodeterminazione ma la rende esplicita e quantificabile: il disaccordo tra i modelli dell'ensemble diventa esso stesso un'informazione preziosa sulla componente di incertezza attribuibile alle assunzioni strutturali, distinta dall'incertezza puramente statistica entro un singolo modello dato. La lezione filosofica è che l'obiettivo realistico della modellistica ecologica non è eliminare la sottodeterminazione — un obiettivo irraggiungibile in linea di principio secondo la tesi di Duhem-Quine — ma caratterizzarla onestamente e comunicarla a chi deve prendere decisioni sulla base dei risultati.

La Disciplina del Dato come Risposta Pratica

A un livello più immediato e operativo, la sottodeterminazione teorica impone una disciplina precisa nella pratica quotidiana della modellizzazione, che questo trattato ha cercato di osservare sistematicamente in ciascuno dei capitoli precedenti: non presentare mai un valore numerico specifico come se fosse un dato osservato quando è in realtà un valore illustrativo o assunto per esemplificare una relazione funzionale; segnalare esplicitamente, tramite le note metodologiche che chiudono la maggior parte delle sezioni più recenti di questo trattato, i limiti di identificabilità statistica, i rischi di sovrainterpretazione causale e le

assunzioni ausiliarie più fragili di ciascun modello presentato; e preferire, quando possibile, risultati analiticamente derivabili e verificabili indipendentemente a valori ottenuti per adattamento ai dati (fitting) o per assunzione diretta, poiché questi ultimi nascondono più facilmente la sottodeterminazione dietro un'apparenza di precisione numerica. Questa disciplina non risolve il problema filosofico della sottodeterminazione — nessuna disciplina metodologica può farlo — ma ne rappresenta la risposta più onesta disponibile a chi scrive e a chi legge un trattato di matematica applicata all'ecologia: rendere sempre visibile il confine tra ciò che è dimostrato, ciò che è assunto, e ciò che resta, alla fine di ogni capitolo come alla fine di questo stesso trattato, autenticamente incerto.

PARTE VII: Sistemi Dinamici Non Lineari Avanzati e Teoria delle Biforcazioni in Ecologia

Capitolo Diciannovesimo: Teoria Matematica delle Biforcazioni nei Sistemi Ecologici

Sezione 19.1: Fondamenti Matematici della Teoria delle Biforcazioni e Cambiamenti Qualitativi nella Dinamica

La teoria delle biforcazioni rappresenta uno dei contributi più profondi e filosoficamente significativi della matematica applicata all'ecologia. Essa si occupa dello studio di come cambiamenti qualitativi nel comportamento a lungo termine di un sistema dinamico emergano in corrispondenza di variazioni quantitative nei parametri del sistema stesso. Questo fenomeno, apparentemente paradossale, secondo cui una modifica incrementale e graduale di una quantità può produrre una trasformazione improvvisa e discontinua nel comportamento del sistema, rivela una proprietà fondamentale dei sistemi non lineari che ha implicazioni profonde per la nostra comprensione della dinamica ecologica e per la gestione degli ecosistemi.

Dal punto di vista epistemologico, la teoria delle biforcazioni ci costringe a riconsiderare la relazione tra causa ed effetto nei sistemi complessi. La visione tradizionale, radicata nella meccanica newtoniana e nel pensiero cartesiano, assume una proporzionalità approssimativa tra causa ed effetto: piccole cause producono piccoli effetti, grandi cause producono grandi effetti. I sistemi che esibiscono biforcazioni violano drammaticamente questo principio. Un cambiamento infinitesimale in un parametro, quando il sistema si trova in prossimità di un punto di biforcazione, può indurre una trasformazione radicale nel comportamento del sistema, portandolo ad esempio da uno stato di equilibrio stabile a oscillazioni periodiche, o da oscillazioni regolari a dinamiche caotiche.

Matematicamente, consideriamo un sistema dinamico autonomo descritto da un'equazione differenziale ordinaria della forma generale:

$$dx/dt = f(x, \mu)$$

dove x è la variabile di stato (o, più generalmente, un vettore di variabili di stato nel caso di sistemi multidimensionali) e μ è un parametro (o vettore di parametri) che caratterizza le proprietà del sistema. Per un dato valore del parametro μ, il sistema può possedere uno o più punti di equilibrio x^* definiti dalla condizione:

$$f(x^*, \mu) = 0$$

La stabilità di ciascun equilibrio è determinata dal segno della derivata $\partial f/\partial x$ valutata all'equilibrio. Per un sistema unidimensionale, se definiamo:

$$\lambda(\mu) = (\partial f/\partial x)|_{x=x^*(\mu)}$$

allora l'equilibrio $x^*(\mu)$ è asintoticamente stabile se $\lambda(\mu) < 0$ e instabile se $\lambda(\mu) > 0$. Il valore $\lambda(\mu)$ è chiamato esponente caratteristico o autovalore del sistema linearizzato attorno all'equilibrio.

Una biforcazione si verifica a un valore critico del parametro $\mu = \mu_c$ quando la stabilità di un equilibrio cambia, tipicamente quando λ attraversa lo zero. Al punto di biforcazione μ_c, l'analisi lineare fallisce poiché $\lambda(\mu_c) = 0$, e dobbiamo ricorrere all'analisi non lineare per comprendere il comportamento del sistema.

Sezione 19.2: Biforcazione Saddle-Node: Creazione e Annichilazione di Equilibri

La biforcazione saddle-node, anche conosciuta come biforcazione fold o tangent biforcation, rappresenta il meccanismo più fondamentale attraverso cui equilibri possono essere creati o distrutti al variare di un parametro. Questa biforcazione è di particolare rilevanza ecologica poiché descrive fenomeni critici come l'insorgenza di soglie di estinzione, la transizione improvvisa tra stati alternativi stabili in ecosistemi, e il collasso catastrofico di popolazioni.

Per comprendere la struttura matematica di questa biforcazione, consideriamo la forma normale (normal form) della biforcazione saddle-node, che è l'espressione più semplice che cattura l'essenza del fenomeno:

$$dx/dt = \mu - x^2$$

Questa equazione, apparentemente elementare, contiene tutta la ricchezza qualitativa della biforcazione. Analizziamola sistematicamente.

Gli equilibri si trovano risolvendo l'equazione:

$$\mu - x^{*2} = 0$$

da cui:

$$x^{*2} = \mu$$

Questa equazione ammette soluzioni reali solo se $\mu \geq 0$. Per $\mu > 0$, esistono due equilibri distinti:

$$x^*_+ = +\sqrt{\mu} \quad x^*_- = -\sqrt{\mu}$$

Per $\mu = 0$, i due equilibri coincidono in $x^* = 0$. Per $\mu < 0$, non esistono equilibri reali.

La stabilità degli equilibri si determina calcolando la derivata:

$$\partial f/\partial x = -2x$$

Valutando all'equilibrio $x^*_+ = +\sqrt{\mu}$:

$$\lambda_+ = -2\sqrt{\mu} < 0$$

Quindi l'equilibrio superiore è asintoticamente stabile. Valutando all'equilibrio $x^*_- = -\sqrt{\mu}$:

$$\lambda_- = -2(-\sqrt{\mu}) = +2\sqrt{\mu} > 0$$

L'equilibrio inferiore è instabile. Al punto di biforcazione $\mu = 0$, entrambi gli autovalori si annullano: $\lambda(0) = 0$.

Per comprendere la dinamica in prossimità della biforcazione, integriamo l'equazione per via di separazione delle variabili. Riscriviamo:

$dx/(\mu - x^2) = dt$

Il lato sinistro richiede decomposizione in frazioni parziali. Poiché $\mu - x^2 = (\sqrt{\mu} - x)(\sqrt{\mu} + x)$ per $\mu > 0$, cerchiamo A e B tali che:

$1/(\mu - x^2) = A/(\sqrt{\mu} - x) + B/(\sqrt{\mu} + x)$

Moltiplicando per $(\mu - x^2)$:

$1 = A(\sqrt{\mu} + x) + B(\sqrt{\mu} - x)$

Ponendo $x = \sqrt{\mu}$: $1 = 2A\sqrt{\mu}$, quindi $A = 1/(2\sqrt{\mu})$ Ponendo $x = -\sqrt{\mu}$: $1 = 2B\sqrt{\mu}$, quindi $B = 1/(2\sqrt{\mu})$

Otteniamo:

$1/(\mu - x^2) = 1/(2\sqrt{\mu}) \cdot [1/(\sqrt{\mu} - x) + 1/(\sqrt{\mu} + x)]$

Integrando:

$\int[1/(2\sqrt{\mu}) \cdot (1/(\sqrt{\mu} - x) + 1/(\sqrt{\mu} + x))]dx = \int dt$

$1/(2\sqrt{\mu}) \cdot [-\ln|\sqrt{\mu} - x| + \ln|\sqrt{\mu} + x|] = t + C$

$1/(2\sqrt{\mu}) \cdot \ln|(\sqrt{\mu} + x)/(\sqrt{\mu} - x)| = t + C$

Definendo la costante $K = \exp(2\sqrt{\mu} \cdot C)$, possiamo riscrivere:

$(\sqrt{\mu} + x)/(\sqrt{\mu} - x) = K \cdot \exp(2\sqrt{\mu} \cdot t)$

Risolvendo per x:

$\sqrt{\mu} + x = K \cdot \exp(2\sqrt{\mu} \cdot t) \cdot (\sqrt{\mu} - x)$

$\sqrt{\mu} + x = K\sqrt{\mu} \cdot \exp(2\sqrt{\mu} \cdot t) - K \cdot \exp(2\sqrt{\mu} \cdot t) \cdot x$

$x + K \cdot \exp(2\sqrt{\mu} \cdot t) \cdot x = K\sqrt{\mu} \cdot \exp(2\sqrt{\mu} \cdot t) - \sqrt{\mu}$

$x \cdot [1 + K \cdot \exp(2\sqrt{\mu} \cdot t)] = \sqrt{\mu} \cdot [K \cdot \exp(2\sqrt{\mu} \cdot t) - 1]$

$x(t) = \sqrt{\mu} \cdot [K \cdot \exp(2\sqrt{\mu} \cdot t) - 1]/[K \cdot \exp(2\sqrt{\mu} \cdot t) + 1]$

Per $t \to \infty$, il termine esponenziale domina:

$x(t) \to \sqrt{\mu} \cdot [K \cdot \exp(2\sqrt{\mu} \cdot t)]/[K \cdot \exp(2\sqrt{\mu} \cdot t)] = \sqrt{\mu}$

indipendentemente dal valore di K (purché positivo). Questo conferma che l'equilibrio superiore $x^*_+ = \sqrt{\mu}$ è un attrattore globale per condizioni iniziali $x(0) > -\sqrt{\mu}$.

La velocità di avvicinamento all'equilibrio rallenta drammaticamente quando $\mu \to 0^+$. Questo fenomeno, chiamato critical slowing down (rallentamento critico), è di fondamentale importanza per il rilevamento precoce di transizioni critiche in ecosistemi. Vicino all'equilibrio stabile, possiamo linearizzare l'equazione ponendo $x = \sqrt{\mu} + \varepsilon$:

$d\varepsilon/dt = \mu - (\sqrt{\mu} + \varepsilon)^2 = \mu - \mu - 2\sqrt{\mu} \cdot \varepsilon - \varepsilon^2$

Trascurando il termine quadratico:

$d\varepsilon/dt \approx -2\sqrt{\mu} \cdot \varepsilon$

La soluzione è:

$\varepsilon(t) = \varepsilon_0 \cdot \exp(-2\sqrt{\mu} \cdot t)$

Il tempo caratteristico di rilassamento verso l'equilibrio è:

$\tau = 1/(2\sqrt{\mu})$

Quando $\mu \to 0^+$, $\tau \to \infty$. Il sistema impiega un tempo arbitrariamente lungo a recuperare da perturbazioni, un segnale diagnostico della prossimità a una biforcazione.

Sezione 19.3: Interpretazione Ecologica e il Modello dell'Effetto Allee con Biforcazione Saddle-Node

La biforcazione saddle-node trova una realizzazione ecologica naturale nel contesto dell'effetto Allee, un fenomeno per cui il tasso di crescita pro capite di una popolazione diminuisce quando la densità diventa troppo bassa. Questo può derivare da difficoltà nella ricerca di partner riproduttivi in popolazioni sparse, dalla ridotta efficacia dei meccanismi cooperativi di difesa dai predatori, o dall'impossibilità di modificare l'ambiente in modo favorevole (per esempio, molte specie di piante modificano il microclima locale in modi che beneficiano la crescita della propria prole).

Consideriamo un modello di popolazione che incorpora simultaneamente la crescita logistica (autoregolazione a densità elevate) e l'effetto Allee (crescita ridotta a densità basse):

$dx/dt = r \cdot x \cdot (x - A) \cdot (1 - x/K)$

dove x è la densità di popolazione, r il tasso intrinseco di crescita, A la soglia di Allee (densità critica sotto la quale la crescita diventa negativa), e K la capacità portante con $K > A > 0$.

Espandiamo il termine di destra:

$dx/dt = r \cdot x \cdot (x - A) \cdot (1 - x/K) = r \cdot x \cdot [(x - A) - (x - A)x/K] = r \cdot x \cdot [x - A - x^2/K + Ax/K] = r \cdot x \cdot [x(1 + A/K) - A - x^2/K] = r \cdot [x^2(1 + A/K) - Ax - x^3/K]$

Gli equilibri si trovano ponendo $dx/dt = 0$:

$r \cdot x \cdot (x - A) \cdot (1 - x/K) = 0$

Questo fornisce tre equilibri:

$x_1 = 0$ *(estinzione)* $x_2 = A$ (soglia di Allee) $x^*_3 = K$ (capacità portante)

Per analizzare la stabilità, calcoliamo la derivata:

$d/dx[r \cdot x \cdot (x - A) \cdot (1 - x/K)] = r \cdot [(x - A)(1 - x/K) + x(1 - x/K) + x(x - A)(-1/K)] = r \cdot [(x - A)(1 - x/K) + x(1 - x/K) - x(x - A)/K]$

Valutiamo a ciascun equilibrio:

Per $x^* = 0$: $\lambda_1 = r \cdot [(-A)(1)] = -r \cdot A < 0$

L'equilibrio di estinzione è stabile (attrattore).

Per $x^* = A$: $\lambda_2 = r \cdot [(0)(1 - A/K) + A(1 - A/K) - 0] = r \cdot A \cdot (1 - A/K) = r \cdot A \cdot (K - A)/K > 0$

La soglia di Allee è instabile (repulsore).

Per $x^* = K$: $\lambda_3 = r \cdot [(K - A)(0) + K(0) - K(K - A)/K] = -r \cdot (K - A) < 0$

La capacità portante è stabile (attrattore).

Il sistema presenta quindi bistabilità: due bacini di attrazione separati dall'equilibrio instabile A. Se la popolazione iniziale $x_0 < A$, il sistema evolve verso l'estinzione. Se $x_0 > A$, evolve verso la capacità portante.

Introduciamo ora un parametro di controllo che può indurre una biforcazione. Supponiamo che il tasso di crescita r dipenda da una condizione ambientale (ad esempio, temperatura) secondo:

$r = r_0 + \beta \cdot (T - T_0)$

dove T è la temperatura, T_0 una temperatura di riferimento, e $\beta > 0$ un coefficiente di sensibilità. Sostituendo nell'equazione dinamica e riscrivendo in termini del parametro $\mu = r_0 + \beta \cdot (T - T_0)$:

$dx/dt = \mu \cdot x \cdot (x - A) \cdot (1 - x/K)$

Gli equilibri sono ancora 0, A, K, ma la loro stabilità dipende ora da μ. Per $\mu < 0$ (temperatura troppo bassa), anche l'equilibrio K può diventare instabile, e l'unico attrattore rimane l'estinzione.

Il caso più interessante si verifica quando consideriamo che anche la soglia di Allee può dipendere dalle condizioni ambientali. Supponiamo:

$A = A_0 - \gamma \cdot (T - T_0)$

dove $\gamma > 0$ indica che condizioni più favorevoli riducono la soglia di Allee. Quando $A \to 0$, la soglia di Allee e l'equilibrio di estinzione coincidono, creando una biforcazione saddle-node. Al punto critico $T = T_c$ dove $A(T_c) = 0$, i due equilibri collidono e si annichilano, e per $T > T_c$ il sistema ha solo l'equilibrio stabile in K.

Questa transizione ha profonde implicazioni per la conservazione: esiste una temperatura critica sotto la quale la popolazione è vulnerabile all'estinzione se ridotta sotto una soglia, e sopra la quale questa vulnerabilità scompare.

Sezione 19.4: Biforcazione di Hopf e l'Emergenza di Oscillazioni Periodiche

La biforcazione di Hopf rappresenta uno dei fenomeni più affascinanti e ecologicamente rilevanti della teoria dei sistemi dinamici. Essa descrive la transizione da un equilibrio stabile a oscillazioni periodiche (ciclo limite) al variare di un parametro. Questo meccanismo matematico fornisce una spiegazione per l'emergenza spontanea di dinamiche cicliche in sistemi ecologici, fenomeno osservato in numerosi contesti: cicli preda-predatore, epidemie ricorrenti, fluttuazioni nella vegetazione in ambienti aridi, oscillazioni nelle popolazioni di insetti forestali.

Dal punto di vista matematico, la biforcazione di Hopf si verifica in sistemi di almeno due dimensioni. Consideriamo il sistema generale:

$dx/dt = f(x, y, \mu)$ $dy/dt = g(x, y, \mu)$

dove (x, y) sono le variabili di stato e μ un parametro. Supponiamo che il sistema abbia un equilibrio (x^*, y^*) che dipende continuamente da μ. La matrice jacobiana valutata all'equilibrio è:

$J(\mu) = | \partial f/\partial x \ \partial f/\partial y | \ | \partial g/\partial x \ \partial g/\partial y |_\{(x^*,y^*)\}$

Gli autovalori di questa matrice 2×2 si ottengono risolvendo l'equazione caratteristica:

$\det(J - \lambda I) = 0$

che fornisce:

$\lambda^2 - \mathrm{Tr}(J)\cdot\lambda + \mathrm{Det}(J) = 0$

dove $\mathrm{Tr}(J) = \partial f/\partial x + \partial g/\partial y$ è la traccia e $\mathrm{Det}(J) = (\partial f/\partial x)(\partial g/\partial y) - (\partial f/\partial y)(\partial g/\partial x)$ il determinante. Gli autovalori sono:

$\lambda_{1,2} = [\mathrm{Tr}(J) \pm \sqrt{(\mathrm{Tr}(J)^2 - 4\cdot\mathrm{Det}(J))}]/2$

Per una biforcazione di Hopf, dobbiamo avere autovalori complessi coniugati che attraversano l'asse immaginario. Questo richiede:

1. $\mathrm{Tr}(J)^2 < 4\cdot\mathrm{Det}(J)$ (autovalori complessi)
2. $\mathrm{Det}(J) > 0$ (affinché la parte reale abbia lo stesso segno per entrambi gli autovalori)
3. $\mathrm{Tr}(J) = 0$ al punto critico $\mu = \mu_c$ (parte reale zero alla biforcazione)
4. $d[\mathrm{Tr}(J)]/d\mu \neq 0$ a $\mu = \mu_c$ (attraversamento trasversale dell'asse immaginario)

Quando queste condizioni sono soddisfatte, gli autovalori al punto di biforcazione sono:

$\lambda_{1,2} = \pm i\cdot\omega_0$

dove $\omega_0 = \sqrt{\mathrm{Det}(J(\mu_c))}$ è la frequenza delle oscillazioni emergenti.

Sezione 19.5: Esempio Dettagliato: Biforcazione di Hopf nel Modello Preda-Predatore di Rosenzweig-MacArthur

Il modello di Rosenzweig-MacArthur è una estensione realistica del modello classico di Lotka-Volterra che incorpora capacità portante per la preda e risposta funzionale saturante per il predatore. Il sistema si scrive:

$dx/dt = r\cdot x\cdot(1 - x/K) - (a\cdot x)/(1 + a\cdot h\cdot x)\cdot y$ $dy/dt = e\cdot(a\cdot x)/(1 + a\cdot h\cdot x)\cdot y - m\cdot y$

dove:

- x è la densità della popolazione preda
- y è la densità della popolazione predatrice
- r è il tasso intrinseco di crescita della preda
- K è la capacità portante per la preda
- a è il tasso di attacco del predatore
- h è il tempo di manipolazione (handling time)
- e è l'efficienza di conversione (biomassa preda → biomassa predatore)
- m è il tasso di mortalità del predatore

Gli equilibri si trovano ponendo entrambe le derivate uguali a zero. Dall'equazione del predatore:

$e\cdot(a\cdot x^*)/(1 + a\cdot h\cdot x^*)\cdot y^* - m\cdot y^* = 0$

Se $y^* \neq 0$:

$e\cdot(a\cdot x^*)/(1 + a\cdot h\cdot x^*) = m$

Risolvendo per x*:

$e \cdot a \cdot x^* = m \cdot (1 + a \cdot h \cdot x^*)$ $e \cdot a \cdot x^* = m + m \cdot a \cdot h \cdot x^*$ $x^* \cdot (e \cdot a - m \cdot a \cdot h) = m$ $x^* = m/(a \cdot (e - m \cdot h))$

Definiamo questa quantità come $\hat{x}$. Per l'esistenza dell'equilibrio di coesistenza, dobbiamo avere $\hat{x} > 0$, che richiede $e > m \cdot h$.

Sostituendo $x^* = \hat{x}$ nell'equazione della preda:

$r \cdot \hat{x} \cdot (1 - \hat{x}/K) - (a \cdot \hat{x})/(1 + a \cdot h \cdot \hat{x}) \cdot y^* = 0$

Risolvendo per y*:

$y^* = [r \cdot \hat{x} \cdot (1 - \hat{x}/K) \cdot (1 + a \cdot h \cdot \hat{x})]/(a \cdot \hat{x}) = [r \cdot (1 - \hat{x}/K) \cdot (1 + a \cdot h \cdot \hat{x})]/a$

Definiamo questa quantità come $\hat{y}(K)$, enfatizzando la dipendenza dalla capacità portante K.

Ora analizziamo la stabilità dell'equilibrio $(\hat{x}, \hat{y})$ al variare di K. Calcoliamo la matrice jacobiana:

$J = | \partial f/\partial x \ \partial f/\partial y | | \partial g/\partial x \ \partial g/\partial y |$

dove $f(x,y) = r \cdot x \cdot (1 - x/K) - (a \cdot x)/(1 + a \cdot h \cdot x) \cdot y$ e $g(x,y) = e \cdot (a \cdot x)/(1 + a \cdot h \cdot x) \cdot y - m \cdot y$.

Calcoliamo le derivate parziali:

$\partial f/\partial x = r \cdot (1 - 2x/K) - [a \cdot (1 + a \cdot h \cdot x) - a \cdot x \cdot (a \cdot h)]/(1 + a \cdot h \cdot x)^2 \cdot y = r \cdot (1 - 2x/K) - a/[(1 + a \cdot h \cdot x)^2] \cdot y$

$\partial f/\partial y = -a \cdot x/(1 + a \cdot h \cdot x)$

$\partial g/\partial x = e \cdot a \cdot y/[(1 + a \cdot h \cdot x)^2]$

$\partial g/\partial y = e \cdot a \cdot x/(1 + a \cdot h \cdot x) - m$

All'equilibrio $(\hat{x}, \hat{y})$, sappiamo che $e \cdot a \cdot \hat{x}/(1 + a \cdot h \cdot \hat{x}) = m$, quindi:

$\partial g/\partial y|^* = 0$

La matrice jacobiana all'equilibrio diventa:

$J^* = | r \cdot (1 - 2\hat{x}/K) - a \cdot \hat{y}/(1 + a \cdot h \cdot \hat{x})^2 \ -a \cdot \hat{x}/(1 + a \cdot h \cdot \hat{x}) | | e \cdot a \cdot \hat{y}/(1 + a \cdot h \cdot \hat{x})^2 \ 0 |$

La traccia è:

$Tr(J^*) = r \cdot (1 - 2\hat{x}/K) - a \cdot \hat{y}/(1 + a \cdot h \cdot \hat{x})^2$

Il determinante è:

$Det(J^*) = 0 - [-a \cdot \hat{x}/(1 + a \cdot h \cdot \hat{x})] \cdot [e \cdot a \cdot \hat{y}/(1 + a \cdot h \cdot \hat{x})^2] = (e \cdot a^2 \cdot \hat{x} \cdot \hat{y})/(1 + a \cdot h \cdot \hat{x})^3$

Poiché tutti i parametri e le variabili sono positivi, $Det(J^*) > 0$ sempre.

La biforcazione di Hopf si verifica quando $Tr(J^*) = 0$, ovvero quando:

$r \cdot (1 - 2\hat{x}/K) = a \cdot \hat{y}/(1 + a \cdot h \cdot \hat{x})^2$

Ricordando che $\hat{y} = [r \cdot (1 - \hat{x}/K) \cdot (1 + a \cdot h \cdot \hat{x})]/a$, sostituiamo:

$r \cdot (1 - 2\hat{x}/K) = a \cdot [r \cdot (1 - \hat{x}/K) \cdot (1 + a \cdot h \cdot \hat{x})]/[a \cdot (1 + a \cdot h \cdot \hat{x})^2] = r \cdot (1 - \hat{x}/K)/(1 + a \cdot h \cdot \hat{x})$

Semplificando:

$(1 - 2\hat{x}/K) \cdot (1 + a \cdot h \cdot \hat{x}) = 1 - \hat{x}/K$

$1 + a \cdot h \cdot \hat{x} - 2\hat{x}/K - 2a \cdot h \cdot \hat{x}^2/K = 1 - \hat{x}/K$

$a \cdot h \cdot \hat{x} - 2\hat{x}/K - 2a \cdot h \cdot \hat{x}^2/K = -\hat{x}/K$

$a \cdot h \cdot \hat{x} - \hat{x}/K - 2a \cdot h \cdot \hat{x}^2/K = 0$

Moltiplicando per K:

$a \cdot h \cdot K \cdot \hat{x} - \hat{x} - 2a \cdot h \cdot \hat{x}^2 = 0$

$\hat{x} \cdot (a \cdot h \cdot K - 1 - 2a \cdot h \cdot \hat{x}) = 0$

Poiché $\hat{x} \neq 0$:

$a \cdot h \cdot K - 1 - 2a \cdot h \cdot \hat{x} = 0$

$K_Hopf = (1 + 2a \cdot h \cdot \hat{x})/(a \cdot h)$

Ricordando che $\hat{x} = m/(a \cdot (e - m \cdot h))$, otteniamo:

$K_Hopf = (1 + 2a \cdot h \cdot m/[a \cdot (e - m \cdot h)])/(a \cdot h) = (1 + 2m \cdot h/(e - m \cdot h))/(a \cdot h) = [(e - m \cdot h + 2m \cdot h)/(e - m \cdot h)]/(a \cdot h) = (e + m \cdot h)/[a \cdot h \cdot (e - m \cdot h)]$

Questo è il valore critico della capacità portante al quale si verifica la biforcazione di Hopf. Per $K < K_Hopf$, l'equilibrio è stabile e il sistema converge a uno stato stazionario. Per $K > K_Hopf$, l'equilibrio diventa instabile e emerge un ciclo limite stabile attorno ad esso, producendo oscillazioni periodiche nelle popolazioni di preda e predatore.

Il fenomeno è noto come "paradosso dell'arricchimento" (enrichment paradox), scoperto da Michael Rosenzweig nel 1971: aumentare la capacità portante dell'ambiente (arricchimento) può destabilizzare un sistema precedentemente stabile, portando a oscillazioni di ampiezza potenzialmente pericolosa che possono causare l'estinzione di una o entrambe le specie.

Questa analisi rivela una verità profonda e controintuitiva: l'abbondanza di risorse non garantisce la stabilità ecologica. Anzi, l'arricchimento può essere destabilizzante. Questo ha implicazioni pratiche importanti per la gestione degli ecosistemi: pratiche come la fertilizzazione di laghi o la supplementazione alimentare di popolazioni selvatiche possono, paradossalmente, aumentare l'instabilità piuttosto che promuovere la persistenza.

Capitolo Ventesimo: Caos Deterministico e Dinamiche Complesse in Ecologia

Sezione 20.1: Introduzione al Caos: Sensibilità alle Condizioni Iniziali e Orizzonti di Prevedibilità

Il caos deterministico rappresenta una delle scoperte più rivoluzionarie e filosoficamente disturbanti della matematica del ventesimo secolo. Sistemi governati da leggi deterministiche perfettamente specificate, senza alcun elemento di casualità intrinseca, possono esibire comportamenti apparentemente casuali, imprevedibili e irregolari. Questa scoperta ha profonde implicazioni per la scienza in generale e per

l'ecologia in particolare, poiché pone limiti fondamentali alla prevedibilità anche in presenza di conoscenza completa delle leggi dinamiche.

Il concetto centrale del caos è la sensibilità alle condizioni iniziali, poeticamente espressa nella metafora dell'"effetto farfalla" coniata da Edward Lorenz: il battito d'ali di una farfalla in Brasile può, in linea di principio, innescare un tornado in Texas. Più precisamente, in un sistema caotico, due traiettorie che iniziano da condizioni infinitesimamente vicine divergono esponenzialmente nel tempo. Se δ_0 rappresenta la distanza iniziale tra due stati e $\delta(t)$ la distanza al tempo t, allora per un sistema caotico:

$$\delta(t) \approx \delta_0 \cdot \exp(\lambda \cdot t)$$

dove $\lambda > 0$ è chiamato esponente di Lyapunov. L'esponente di Lyapunov quantifica il tasso di divergenza esponenziale delle traiettorie. Un sistema è caotico se e solo se possiede almeno un esponente di Lyapunov positivo.

L'orizzonte di prevedibilità τ_pred può essere stimato come il tempo necessario affinché l'incertezza iniziale δ_0 cresca fino a raggiungere l'ordine di grandezza del sistema stesso (diciamo δ_max):

$$\delta_max = \delta_0 \cdot \exp(\lambda \cdot \tau_pred)$$

Risolvendo per τ_pred:

$$\tau_pred = (1/\lambda) \cdot \ln(\delta_max/\delta_0)$$

Questa relazione ha conseguenze drammatiche. Supponiamo di migliorare la precisione delle nostre misurazioni iniziali di un fattore 10, riducendo δ_0 a $\delta_0/10$. L'orizzonte di prevedibilità aumenta solo di:

$$\Delta\tau = (1/\lambda) \cdot \ln(10) \approx 2{,}3/\lambda$$

Un miglioramento di un ordine di grandezza nella precisione delle misure iniziali produce solo un incremento lineare (e relativamente modesto) nell'orizzonte di previsione. Per sistemi con λ grande, questo incremento può essere trascurabile. Questo significa che esistono limiti intrinseci, non solo pratici, alla prevedibilità a lungo termine di sistemi caotici, indipendentemente dai progressi tecnologici nella capacità di misura.

Sezione 20.2: La Mappa Logistica: Un Laboratorio per il Caos Discreto

La mappa logistica, nonostante la sua semplicità disarmante, è uno dei sistemi dinamici più studiati e pedagogicamente preziosi in matematica. Essa dimostra che il caos può emergere anche in sistemi con spazi di stato unidimensionali e regole di evoluzione estremamente semplici. La mappa logistica è definita da:

$$x_\{n+1\} = r \cdot x_n \cdot (1 - x_n)$$

dove x_n rappresenta la densità della popolazione (normalizzata tra 0 e 1) alla generazione n, e $r > 0$ è un parametro che rappresenta il tasso di crescita. Questa equazione alle differenze può essere vista come la discretizzazione temporale del modello logistico continuo, appropriata per popolazioni con generazioni non sovrapposte (come molti insetti in climi temperati che hanno una sola generazione all'anno).

Per comprendere la ricchezza di comportamenti esibiti da questo sistema apparentemente semplice, analizziamo sistematicamente il suo comportamento al variare del parametro r.

Caso 1: 0 < r < 1 - Estinzione monotona

Gli equilibri si trovano ponendo $x_\{n+1\} = x_n = x^*$:

$x^* = r \cdot x^* \cdot (1 - x^*)$ $x^* = r \cdot x^* - r \cdot x^2$ $r \cdot x^2 = r \cdot x^* - x^* r \cdot x^2 = x \cdot (r - 1)$ $x^* \cdot [r \cdot x^* - (r - 1)] = 0$

Questo fornisce due equilibri:

$x_1 = 0$ $x_2 = (r - 1)/r = 1 - 1/r$

Per $r < 1$, $x_2 < 0$ *quindi l'unico equilibrio biologicamente rilevante è* $x_1 = 0$.

La stabilità si determina calcolando la derivata:

$f(x) = r \cdot x \cdot (1 - x)$ $f'(x) = r \cdot (1 - 2x)$

All'equilibrio $x^* = 0$:

$\lambda_1 = f'(0) = r$

Per $r < 1$, $|\lambda_1| < 1$ quindi l'equilibrio è stabile. La popolazione si estingue monotonamente.

Caso 2: 1 < r < 3 - Convergenza a equilibrio non banale

Per $r > 1$, l'equilibrio $x^*_2 = 1 - 1/r$ diventa positivo. Valutiamo la stabilità:

$\lambda_2 = f'(x_2) = r \cdot (1 - 2x_2) = r \cdot (1 - 2(1 - 1/r)) = r \cdot (1 - 2 + 2/r) = r \cdot (-1 + 2/r) = -r + 2 = 2 - r$

Per $1 < r < 3$, abbiamo $-1 < \lambda_2 < 1$, quindi l'equilibrio è stabile. La popolazione converge verso x^*_2.

Caso 3: 3 < r < 1 + √6 ≈ 3,449 - Biforcazione period-doubling e ciclo di periodo 2

A $r = 3$, $\lambda_2 = 2 - 3 = -1$, il che indica una biforcazione. Per r appena superiore a 3, l'equilibrio fisso diventa instabile e emerge un ciclo di periodo 2: la popolazione oscilla tra due valori alternanti x_A e x_B.

Per trovare il ciclo di periodo 2, cerchiamo punti tali che:

$x_{n+2} = x_n$

ma $x_{n+1} \neq x_n$. Questo richiede di risolvere:

$f(f(x)) = x$

dove $f(f(x)) = r \cdot [r \cdot x \cdot (1 - x)] \cdot [1 - r \cdot x \cdot (1 - x)]$

Definiamo $g(x) = f(f(x))$. I punti fissi di f sono anche punti fissi di g, quindi dobbiamo cercare le soluzioni addizionali di:

$g(x) - x = 0$

Questa è un'equazione di quarto grado. Poiché sappiamo che $x^* = 0$ e $x^* = 1 - 1/r$ sono soluzioni (i punti fissi di f), possiamo fattorizzare:

$g(x) - x = x \cdot (x - (1 - 1/r)) \cdot h(x)$

dove h(x) è un polinomio di secondo grado le cui radici sono i punti del ciclo di periodo 2. Sebbene il calcolo esplicito di h(x) sia laborioso, possiamo determinare la stabilità del ciclo di periodo 2 usando la regola della catena:

$d(f(f(x)))/dx = f'(f(x)) \cdot f'(x)$

Sui punti del ciclo x_A e x_B:

$\lambda_ciclo = f'(x_B) \cdot f'(x_A)$

Il ciclo è stabile se $|\lambda_ciclo| < 1$.

Caso 4: La cascata di biforcazioni e la transizione al caos

All'aumentare di r oltre 3,449, il sistema subisce una cascata di biforcazioni period-doubling: il ciclo di periodo 2 diventa instabile e emerge un ciclo di periodo 4, che a sua volta diventa instabile generando un ciclo di periodo 8, poi 16, 32, e così via. I valori di r ai quali avvengono queste biforcazioni successive si addensano, convergendo a un valore critico $r_\infty \approx 3{,}56994567...$

Mitchell Feigenbaum scoprì nel 1978 che il rapporto tra intervalli successivi di parametri converge a una costante universale:

$\delta_F = \lim_{n\to\infty} (r_n - r_{n-1})/(r_{n+1} - r_n) \approx 4{,}669201609...$

Questa costante, ora chiamata costante di Feigenbaum, è notevole perché appare universale: emerge in qualsiasi sistema che subisca una cascata di biforcazioni period-doubling, indipendentemente dai dettagli del sistema. Questa universalità suggerisce l'esistenza di principi matematici profondi che governano le transizioni verso il caos.

Per $r > r_\infty$, il sistema esibisce dinamiche caotiche per molti (ma non tutti) i valori di r. Esistono finestre di periodicità anche nella regione caotica: intervalli di r dove riemergono orbite periodiche stabili, immerse in un mare di caos.

Caso 5: r = 4 - Il caos pienamente sviluppato

Per r = 4, la mappa logistica può essere risolta analiticamente mediante un'ingegnosa trasformazione. Definiamo:

$x_n = \sin^2(\pi \cdot \theta_n/2)$

Sostituendo nella mappa logistica:

$\sin^2(\pi \cdot \theta_{n+1}/2) = 4 \cdot \sin^2(\pi \cdot \theta_n/2) \cdot [1 - \sin^2(\pi \cdot \theta_n/2)] = 4 \cdot \sin^2(\pi \cdot \theta_n/2) \cdot \cos^2(\pi \cdot \theta_n/2) = [2 \cdot \sin(\pi \cdot \theta_n/2) \cdot \cos(\pi \cdot \theta_n/2)]^2 = \sin^2(\pi \cdot \theta_n)$

Quindi:

$\sin(\pi \cdot \theta_{n+1}/2) = \pm\sin(\pi \cdot \theta_n)$

Questo porta a:

$\pi \cdot \theta_{n+1}/2 = \pi \cdot \theta_n$ oppure $\pi \cdot \theta_{n+1}/2 = \pi - \pi \cdot \theta_n$

Semplificando (e scegliendo la soluzione appropriata):

$\theta_{n+1} = 2 \cdot \theta_n \pmod 1$

Questa è la mappa di raddoppiamento dell'angolo (angle-doubling map). L'esponente di Lyapunov è:

$\lambda = \ln(2) \approx 0{,}693$

confermando che il sistema è caotico.

Sezione 20.3: Applicazioni Ecologiche: Evidenza di Caos in Popolazioni Naturali

La questione se il caos deterministico si verifichi effettivamente in popolazioni ecologiche naturali è stata oggetto di intenso dibattito. La difficoltà principale risiede nel distinguere il caos deterministico dalla stocasticità ambientale usando serie temporali finite e rumorose.

Evidenza convincente di caos è stata trovata in alcuni esperimenti di laboratorio controllati. Lo studio più celebre è quello condotto da Robert May, Jim Cushing e collaboratori su popolazioni del coleottero Tribolium (insetto delle farine). Questi esperimenti hanno mostrato transizioni da equilibrio stabile a oscillazioni periodiche a dinamiche caotiche al variare delle condizioni sperimentali (come il tasso di rimozione di adulti), in accordo qualitativo con le previsioni teoriche.

Per i dati di campo, l'evidenza è più ambigua. Alcuni studi hanno suggerito dinamiche caotiche in popolazioni di insetti forestali (come la tentredine del larice Zeiraphera diniana), epidemie di morbillo, e fluttuazioni nel plankton. Tuttavia, distinguere il caos dal rumore richiede:

1. **Serie temporali sufficientemente lunghe**: Per stimare affidabilmente gli esponenti di Lyapunov servono centinaia o migliaia di osservazioni, raramente disponibili in ecologia.

2. **Basso livello di rumore**: Il rumore ambientale può mascherare la struttura deterministica sottostante.

3. **Alta risoluzione temporale**: Il campionamento deve essere sufficientemente frequente da catturare la dinamica rapida.

Metodi sofisticati per il rilevamento del caos includono:

- **Ricostruzione dello spazio delle fasi** mediante il metodo di Takens: da una serie temporale unidimensionale {x_n}, si ricostruisce un attrattore multidimensionale usando vettori di ritardo:

$$Y_n = (x_n, x_{n+\tau}, x_{n+2\tau}, ..., x_{n+(d-1)\tau})$$

dove τ è il ritardo temporale e d la dimensione di immersione.

- **Stima della dimensione di correlazione**: La dimensione di correlazione D_c quantifica come il numero di punti nell'attrattore ricostruito scala con il raggio della sfera circostante:

$$C(\varepsilon) \propto \varepsilon^{D_c}$$

Per un sistema caotico, D_c è finita e tipicamente non intera (dimensione frattale). Per rumore stocastico, D_c continua a crescere con la dimensione di immersione.

- **Calcolo dell'esponente di Lyapunov** dalla divergenza media di traiettorie vicine nell'attrattore ricostruito.

Nonostante le difficoltà tecniche, il framework teorico del caos ha avuto un impatto profondo sull'ecologia, cambiando il modo in cui pensiamo alla variabilità temporale. Fluttuazioni apparentemente irregolari non sono necessariamente dovute a forzanti stocastici esterni, ma possono emergere endogenamente dalla dinamica non lineare del sistema stesso.

Sezione 20.4: Geometria degli Attrattori Strani e la Dimensione Frattale

Gli attrattori strani (strange attractors) rappresentano uno degli oggetti matematici più affascinanti e visivamente spettacolari emersi dallo studio dei sistemi dinamici non lineari. A differenza degli attrattori classici - punti fissi, cicli limite, o tori - gli attrattori strani possiedono una struttura geometrica

infinitamente complessa che non può essere descritta dalla geometria euclidea tradizionale. La loro caratterizzazione richiede il ricorso alla geometria frattale, sviluppata da Benoit Mandelbrot negli anni settanta del ventesimo secolo.

Un attrattore è semplicemente un insieme nello spazio delle fasi verso il quale le traiettorie del sistema convergono asintoticamente. Matematicamente, per un sistema dinamico descritto dalla mappa:

$x_{n+1} = F(x_n)$

un insieme A è un attrattore se:

1. A è invariante: $F(A) = A$
2. A è attraente: esiste un intorno U di A tale che, per ogni $x_0 \in U$, la traiettoria $\{x_n\}$ converge a A: $\lim_{n\to\infty} \text{dist}(x_n, A) = 0$
3. A è minimale: non contiene sottoinsiemi propri con le proprietà 1 e 2

Un attrattore è chiamato "strano" se possiede sensibilità alle condizioni iniziali (carattere caotico) e struttura frattale (auto-similarità a scale diverse).

La complessità geometrica di un attrattore strano può essere quantificata mediante diverse nozioni di dimensione. La più intuitiva è la dimensione box-counting (o dimensione di capacità). Per calcolarla, si ricopre l'attrattore con scatole (boxes) di lato ε e si conta il numero minimo $N(\varepsilon)$ di scatole necessarie. La dimensione box-counting è definita come:

$$D_B = \lim_{\varepsilon\to 0} [\ln N(\varepsilon)]/[\ln(1/\varepsilon)]$$

Per un oggetto euclideo ordinario, questa dimensione coincide con la dimensione topologica: $D_B = 0$ per un punto, $D_B = 1$ per una linea, $D_B = 2$ per una superficie, $D_B = 3$ per un solido. Ma per un frattale, D_B è tipicamente non intera.

Consideriamo l'esempio classico dell'insieme di Cantor, un frattale unidimensionale. Si costruisce iterativamente:

1. Iniziare con l'intervallo [0, 1]
2. Rimuovere il terzo centrale (1/3, 2/3), lasciando $[0, 1/3] \cup [2/3, 1]$
3. Da ciascun intervallo rimanente, rimuovere il terzo centrale
4. Continuare all'infinito

Al passo n, l'insieme consiste di 2^n intervalli, ciascuno di lunghezza $(1/3)^n$. Se ricopriamo con scatole di lato $\varepsilon = (1/3)^n$, abbiamo bisogno di $N(\varepsilon) = 2^n$ scatole. Quindi:

$$D_B = \lim_{n\to\infty} [\ln(2^n)]/[\ln(3^n)] = \lim_{n\to\infty} [n\cdot\ln 2]/[n\cdot\ln 3] = \ln 2/\ln 3 \approx 0{,}631$$

La dimensione è maggiore di 0 (non è un insieme finito di punti) ma minore di 1 (non è una linea continua). Questo riflette la natura paradossale del frattale: ha lunghezza totale zero (si è rimosso un intervallo di lunghezza totale 1), ma contiene un'infinità non numerabile di punti.

Sezione 20.5: L'Attrattore di Lorenz: Analisi Matematica Dettagliata

L'attrattore di Lorenz, scoperto dal meteorologo Edward Lorenz nel 1963, è probabilmente l'attrattore strano più celebre e studiato. Lorenz stava investigando un modello semplificato della convezione atmosferica quando scoprì accidentalmente il caos deterministico. Il sistema di Lorenz è descritto da tre equazioni differenziali ordinarie accoppiate:

$$dx/dt = \sigma \cdot (y - x) \quad dy/dt = x \cdot (\rho - z) - y \quad dz/dt = x \cdot y - \beta \cdot z$$

dove x, y, z sono variabili di stato e σ, ϱ, β sono parametri positivi. Nel contesto meteorologico originale:

- x rappresenta l'intensità del moto convettivo
- y rappresenta la differenza di temperatura tra correnti ascendenti e discendenti
- z rappresenta la deviazione del profilo di temperatura verticale dalla linearità

I valori classici dei parametri, per i quali il sistema esibisce caos, sono:

σ = 10 (numero di Prandtl) ϱ = 28 (numero di Rayleigh normalizzato) β = 8/3

Analisi degli equilibri:

Gli equilibri si trovano ponendo tutte le derivate uguali a zero:

σ · (y* - x*) = 0 → y* = x* x* · (ϱ - z*) - y* = 0 x* · y* - β · z* = 0

Dalla prima equazione, y* = x*. Sostituendo nella seconda:

x* · (ϱ - z*) - x* = 0 x* · (ϱ - z* - 1) = 0

Caso 1: x* = 0 Allora y* = 0. Dalla terza equazione: -β · z* = 0, quindi z* = 0. Primo equilibrio: O = (0, 0, 0)

Caso 2: ϱ - z* - 1 = 0, quindi z* = ϱ - 1 Dalla terza equazione: x* · y* = β · z* = β · (ϱ - 1) Poiché y* = x*: $x^2 = \beta \cdot (\varrho - 1)$ $x = \pm\sqrt{[\beta \cdot (\varrho - 1)]}$

Secondo e terzo equilibrio (esistono se ϱ > 1): $C_+ = (+\sqrt{[\beta \cdot (\varrho - 1)]}, +\sqrt{[\beta \cdot (\varrho - 1)]}, \varrho - 1)$ $C_- = (-\sqrt{[\beta \cdot (\varrho - 1)]}, -\sqrt{[\beta \cdot (\varrho - 1)]}, \varrho - 1)$

Per i parametri classici (σ = 10, ϱ = 28, β = 8/3):

$\sqrt{[\beta \cdot (\varrho - 1)]} = \sqrt{[(8/3) \cdot 27]} = \sqrt{72} = 6\sqrt{2} \approx 8{,}485$

Quindi: $C_+ \approx (8{,}485, 8{,}485, 27)$ $C_- \approx (-8{,}485, -8{,}485, 27)$

Analisi di stabilità:

La matrice jacobiana del sistema è:

J = | -σ σ 0 | | ϱ - z -1 -x | | y x -β |

All'equilibrio O = (0, 0, 0):

J_O = | -σ σ 0 | | ϱ -1 0 | | 0 0 -β |

Gli autovalori si trovano risolvendo det(J_O - λI) = 0. Questa matrice è block-diagonale, quindi un autovalore è banalmente $\lambda_3 = -\beta < 0$. Per gli altri due:

det | -σ - λ σ | | ϱ -1 - λ | = 0

$(-\sigma - \lambda)(-1 - \lambda) - \sigma \cdot \varrho = 0$ $\lambda^2 + (\sigma + 1)\lambda + \sigma - \sigma \cdot \varrho = 0$ $\lambda^2 + (\sigma + 1)\lambda + \sigma(1 - \varrho) = 0$

$\lambda_{1,2} = [-(\sigma + 1) \pm \sqrt{((\sigma + 1)^2 - 4\sigma(1 - \varrho))}]/2$

Per σ = 10, ϱ = 28:

$\lambda_\{1,2\} = [-11 \pm \sqrt{(121 - 40(1 - 28))}]/2 = [-11 \pm \sqrt{(121 + 1080)}]/2 = [-11 \pm \sqrt{1201}]/2 \approx [-11 \pm 34,66]/2$

$\lambda_1 \approx 11,83 > 0$ (instabile) $\lambda_2 \approx -22,83 < 0$ (stabile) $\lambda_3 = -8/3 \approx -2,67 < 0$ (stabile)

L'equilibrio O è un punto di sella con un'autovalorizione instabile (manifold instabile unidimensionale) e due direzioni stabili (manifold stabile bidimensionale).

Per gli equilibri C_+ e C-, l'analisi è più complessa. La matrice jacobiana valutata a $C_+ = (x^*, x^*, \varrho - 1)$ è:

$J_C_+ = | -\sigma \sigma 0 | | 1 -1 -x^* | | x^* x^* -\beta |$

Gli autovalori sono soluzioni dell'equazione caratteristica cubica:

$\det(J_C_+ - \lambda I) = 0$

Il calcolo esplicito è laborioso, ma per i parametri classici si trova numericamente che gli autovalori hanno parte reale negativa per $\varrho < \varrho_H \approx 24,74$, mentre per $\varrho > \varrho_H$ una coppia di autovalori complessi coniugati attraversa l'asse immaginario (biforcazione di Hopf subcritica). Per $\varrho = 28 > \varrho_H$, gli equilibri C_+ e C- sono instabili.

Struttura dell'attrattore:

Per i parametri classici, tutte e tre gli equilibri sono instabili. Le traiettorie iniziano nelle vicinanze di uno degli equilibri C_+ o C-, orbitano attorno ad esso in spirale allontanandosi (a causa dell'instabilità), poi vengono attratte verso l'altro equilibrio, orbitano attorno ad esso, e così via. Questa alternanza caotica tra i due "lobi" dell'attrattore genera la caratteristica forma a farfalla.

La traiettoria non si ripete mai esattamente, ma rimane confinata in una regione limitata dello spazio delle fasi. La dimensione di correlazione dell'attrattore è stata stimata numericamente:

$D_C \approx 2,06$

La dimensione è leggermente superiore a 2, indicando che l'attrattore riempie lo spazio tridimensionale in modo frattale, non è una superficie bidimensionale liscia né riempie completamente un volume tridimensionale.

Sezione 20.6: Applicazione Ecologica: Il Sistema di Hastings-Powell per le Catene Trofiche

Un esempio importante di caos in ecologia è fornito dal modello di Hastings-Powell (1991) per una catena trofica a tre livelli: risorsa (R), consumatore (C), predatore apicale (P). Il sistema si scrive:

$dR/dt = R \cdot (1 - R) - (a_1 \cdot R \cdot C)/(1 + b_1 \cdot R)$

$dC/dt = (a_1 \cdot R \cdot C)/(1 + b_1 \cdot R) - (a_2 \cdot C \cdot P)/(1 + b_2 \cdot C) - d_1 \cdot C$

$dP/dt = (a_2 \cdot C \cdot P)/(1 + b_2 \cdot C) - d_2 \cdot P$

dove:

- a_1, a_2 sono tassi massimi di consumo
- b_1, b_2 sono costanti di semi-saturazione (risposte funzionali di tipo II)
- d_1, d_2 sono tassi di mortalità

Per determinati valori dei parametri, questo sistema a tre dimensioni esibisce dinamiche caotiche con un attrattore strano. La transizione al caos avviene attraverso una sequenza di biforcazioni di Hopf che

generano oscillazioni periodiche, seguite da biforcazioni torus che generano moti quasi-periodici su un toro bidimensionale, infine il toro si rompe generando caos.

La presenza di caos in questo modello ha implicazioni importanti per la gestione delle risorse. In regime caotico, la dinamica della popolazione è intrinsecamente imprevedibile a lungo termine, rendendo inefficaci strategie di gestione basate su previsioni deterministiche. Inoltre, il sistema può esibire crisi: eventi improvvisi in cui l'attrattore caotico collide con un equilibrio instabile sul suo bordo, causando una transizione catastrofica a un bacino di attrazione diverso (tipicamente l'estinzione di una o più specie).

Capitolo Ventunesimo: Teoria dei Sistemi Hamiltoniani e Conservazione in Ecologia

Sezione 21.1: Fondamenti della Meccanica Hamiltoniana Applicata ai Sistemi Ecologici

Sebbene i sistemi ecologici siano generalmente dissipativi (con attrito, perdite energetiche, convergenza verso attrattori), esistono contesti in cui l'approccio hamiltoniano, tradizionalmente riservato alla meccanica conservativa, fornisce insights profondi. La formulazione hamiltoniana è particolarmente appropriata per sistemi che conservano certe quantità (energia, biomassa totale, nutrienti) e per analizzare la struttura geometrica dello spazio delle fasi.

Un sistema hamiltoniano è descritto da una funzione hamiltoniana $H(q, p, t)$ dove q sono le coordinate generalizzate e p i momenti coniugati. Le equazioni del moto sono:

$dq/dt = \partial H/\partial p \quad dp/dt = -\partial H/\partial q$

Questi sistemi conservano l'energia: $dH/dt = 0$ per sistemi autonomi (H non dipende esplicitamente dal tempo).

Esempio ecologico: Sistema preda-predatore conservativo

Il sistema classico di Lotka-Volterra è:

$dx/dt = \alpha \cdot x - \beta \cdot x \cdot y$

$dy/dt = \delta \cdot x \cdot y - \gamma \cdot y$

Cambio di variabili

Definiamo $q = \ln x$ e $p = \ln y$. Le derivate diventano:

$dq/dt = (1/x) \cdot dx/dt = \alpha - \beta \cdot y$

$dp/dt = (1/y) \cdot dy/dt = \delta \cdot x - \gamma$

Hamiltoniana

Le equazioni canoniche di Hamilton sono $dq/dt = \partial H/\partial p$ e $dp/dt = -\partial H/\partial q$.

Imponiamo le condizioni:

$\partial H/\partial p = \alpha - \beta \cdot e^{p}$

$\partial H/\partial q = \gamma - \delta \cdot e^{\varphi}$

L'hamiltoniana che le soddisfa simultaneamente è:

$H(q, p) = \alpha \cdot p - \beta \cdot e^{p} + \gamma \cdot q - \delta \cdot e^{q}$

Verifica

$\partial H/\partial p = \alpha - \beta \cdot e^{p} = \alpha - \beta \cdot y \quad \rightarrow dq/dt = \alpha - \beta \cdot y$ ✓

$\partial H/\partial q = \gamma - \delta \cdot e^{q} = \gamma - \delta \cdot x$

$-\partial H/\partial q = \delta \cdot x - \gamma \quad \rightarrow dp/dt = \delta \cdot x - \gamma$ ✓

Integrale primo

Poiché H è conservata lungo le traiettorie ($dH/dt = 0$), riscrivendo in termini di x e y si ottiene l'integrale primo del moto:

$V(x, y) = \delta \cdot x - \gamma \cdot \ln x + \beta \cdot y - \alpha \cdot \ln y = \text{costante}$

che si conserva su ogni orbita chiusa del sistema.

Sezione 21.2: Teoria KAM e Persistenza dei Tori Invarianti

La teoria KAM (Kolmogorov-Arnold-Moser) è uno dei risultati più profondi della matematica del ventesimo secolo, con implicazioni per la stabilità strutturale dei sistemi dinamici. Essa affronta la questione: cosa succede a un sistema hamiltoniano integrabile quando viene perturbato leggermente?

Un sistema hamiltoniano con n gradi di libertà è detto integrabile se possiede n integrali primi indipendenti in involuzione (ovvero, le loro parentesi di Poisson sono zero). Per tali sistemi, il teorema di Liouville-Arnold garantisce che lo spazio delle fasi può essere foliato in tori n-dimensionali invarianti, su cui il moto è quasi-periodico.

Quando un sistema integrabile viene perturbato, la situazione attesa intuitivamente è che i tori invarianti vengano distrutti e il sistema diventi ergodico (le traiettorie riempiono densamente lo spazio delle fasi). Sorprendentemente, la teoria KAM dimostra che questo non accade sempre: per perturbazioni sufficientemente piccole, la maggior parte dei tori invarianti sopravvive, sebbene leggermente deformata.

Più precisamente, consideriamo un sistema integrabile con hamiltoniana $H_0(I)$ dove I sono le variabili di azione. Il moto è caratterizzato dalle frequenze:

$\omega(I) = \partial H_0/\partial I$

Aggiungiamo una perturbazione $\varepsilon H_1(\theta, I)$ dove θ sono le variabili angolo ed ε è piccolo:

$H = H_0(I) + \varepsilon \cdot H_1(\theta, I)$

Il teorema KAM afferma che i tori con frequenze ω che soddisfano una condizione di non risonanza diofantea:

$|k \cdot \omega| \geq \gamma/|k|^{\tau}$

per ogni vettore di interi $k \neq 0$, con $\gamma > 0$ e $\tau > n - 1$, sopravvivono sotto perturbazioni ε sufficientemente piccole. L'insieme di questi tori "KAM" ha misura di Lebesgue positiva e tende alla misura totale quando $\varepsilon \rightarrow 0$.

Applicazione ecologica: Stabilità strutturale di sistemi multi-specie

In ecologia, la teoria KAM può essere applicata per comprendere la persistenza di configurazioni quasi-periodiche in sistemi multi-specie debolmente accoppiati. Consideriamo un ecosistema con diverse sotto-comunità che interagiscono debolmente. Se ciascuna sotto-comunità ha dinamiche periodiche, il sistema complessivo può esibire moti quasi-periodici su tori multidimensionali.

La teoria KAM suggerisce che tali configurazioni sono strutturalmente stabili rispetto a piccole perturbazioni (ad esempio, cambiamenti climatici graduali, introduzione di piccole interazioni aggiuntive). Questo fornisce un meccanismo per la coesistenza stabile di alta diversità: il sistema si organizza su tori KAM che prevengono l'esclusione competitiva completa.

Sezione 21.3: Risonanze e Zone Caotiche

Le regioni dello spazio delle fasi dove la condizione diofantea del teorema KAM è violata (ovvero, dove si verificano risonanze) sono particolarmente interessanti. In prossimità di risonanze, i tori invarianti vengono distrutti e emergono zone di comportamento caotico, chiamate mare caotico (chaotic sea).

Una risonanza di ordine k si verifica quando:

$$k \cdot \omega = 0$$

dove k è un vettore di interi piccoli. Per esempio, in un sistema a due gradi di libertà con frequenze ω_1 e ω_2, la risonanza 2:3 corrisponde a:

$$2\omega_1 - 3\omega_2 = 0 \rightarrow \omega_1/\omega_2 = 3/2$$

In prossimità di una risonanza, la struttura dello spazio delle fasi è caratterizzata da catene di isole (islands chains): regioni di moto regolare (isole) circondate da zone caotiche. Questa struttura auto-simile si ripete a tutte le scale, creando un paesaggio frattale di ordine e caos intrecciati.

L'ampiezza della zona caotica attorno a una risonanza cresce con la forza della perturbazione ε. Per ε sufficientemente grande, le zone caotiche associate a risonanze diverse possono coalescere, creando una rete di caos che permette alle traiettorie di diffondere ampiamente nello spazio delle fasi. Questo fenomeno è chiamato diffusione di Arnold e rappresenta una via attraverso cui l'ergodicità può emergere in sistemi hamiltoniani perturbati.

Conseguenze ecologiche:

In sistemi ecologici multi-specie, le risonanze possono corrispondere a situazioni dove i periodi di oscillazione di diverse popolazioni sono commensurabili, portando a fenomeni di sincronizzazione o, al contrario, a dinamiche caoticas che prevengono la sincronizzazione. La presenza di zone caotiche può consentire transizioni spontanee tra stati alternativi dell'ecosistema, una forma di variabilità intrinseca non guidata da fattori esterni.

PARTE VIII: Equazioni Differenziali Parziali Stocastiche e Processi Spaziotemporali Aleatori

Capitolo Ventiduesimo: Fondamenti Matematici delle SPDE in Ecologia

Sezione 22.1: Dalla Stocasticità Temporale alla Stocasticità Spaziotemporale

L'estensione della teoria stocastica dai processi puramente temporali ai processi spaziotemporali rappresenta un salto qualitativo di enorme complessità matematica ma di pari rilevanza ecologica. Gli ecosistemi sono sistemi intrinsecamente spaziali: le popolazioni non sono distribuite uniformemente ma

formano pattern spaziali; le risorse variano nello spazio; le perturbazioni (incendi, tempeste, epidemie) hanno struttura spaziale. La variabilità stocastica, a sua volta, non è puramente temporale ma possiede correlazioni spaziali: condizioni meteorologiche sfavorevoli colpiscono regioni estese, non singoli punti.

La descrizione matematica appropriata di tali fenomeni richiede le equazioni differenziali parziali stocastiche (SPDE, Stochastic Partial Differential Equations), che combinano la struttura spaziale delle PDE deterministiche con la stocasticità delle SDE ordinarie.

Consideriamo una popolazione distribuita in uno spazio continuo unidimensionale (ad esempio, lungo una costa o un fiume). La densità di popolazione u(x, t) evolve secondo un'equazione di reazione-diffusione stocastica:

$$\partial u/\partial t = D \cdot \partial^2 u/\partial x^2 + f(u) + \sigma \cdot \xi(x, t)$$

dove:

- D è il coefficiente di diffusione spaziale
- f(u) descrive la dinamica locale (ad esempio, $f(u) = r \cdot u \cdot (1 - u/K)$ per crescita logistica)
- σ è l'intensità del rumore
- ξ(x, t) è un rumore bianco spaziotemporale

Il termine ξ(x, t) richiede una definizione matematica precisa. Formalmente, ξ(x, t) è una derivata distribuzionale di un processo di Wiener spaziotemporale W(x, t), chiamato anche foglio browniano (Brownian sheet). Le proprietà fondamentali sono:

$E[\xi(x, t)] = 0$ (media zero) $E[\xi(x, t) \cdot \xi(x', t')] = \delta(x - x') \cdot \delta(t - t')$

dove δ è la delta di Dirac. Questo significa che il rumore è completamente non correlato sia nello spazio che nel tempo: eventi in posizioni o tempi diversi sono indipendenti.

In realtà ecologica, il rumore ambientale possiede tipicamente correlazioni spaziali: una tempesta non colpisce un singolo punto ma un'area estesa. Per modellare questo, si introduce un rumore colorato spazialmente:

$$\xi_c(x, t) = \int C(x - x') \cdot \xi(x', t)\, dx'$$

dove C(x) è una funzione di correlazione spaziale. Una scelta comune è la funzione gaussiana:

$$C(x) = \exp(-x^2/(2\ell^2))/(\sqrt{(2\pi)} \cdot \ell)$$

dove ℓ è la scala di correlazione spaziale. Per $\ell \to 0$, si recupera il rumore bianco; per ℓ grande, le fluttuazioni sono correlate su distanze lunghe.

Sezione 22.2: Soluzioni Deboli e Teoria di Markov per SPDE

La risoluzione rigorosa delle SPDE richiede un framework teorico sofisticato. A differenza delle EDP deterministiche, per le quali esistono spesso soluzioni classiche (funzioni con derivate continue), le SPDE tipicamente ammettono solo soluzioni deboli o mild, che sono funzioni continue (o comunque regolari) che soddisfano l'equazione in senso integrale piuttosto che puntuale.

Consideriamo l'equazione di Fisher-Kolmogorov stocastica su un dominio limitato [0, L] con condizioni al contorno periodiche:

$$\partial u/\partial t = D \cdot \partial^2 u/\partial x^2 + r \cdot u \cdot (1 - u/K) + \sigma \cdot u \cdot \xi(x, t)$$

dove il rumore è moltiplicativo (proporzionale a u). La formulazione mild di questa equazione è:

$u(x, t) = \int_0^L G_t(x, x') \cdot u_0(x') dx' + \int_0^t \int_0^L G_{t-s}(x, x') \cdot r \cdot u(x', s) \cdot (1 - u(x', s)/K) dx' ds + \sigma \cdot \int_0^t \int_0^L G_{t-s}(x, x') \cdot u(x', s) \cdot dW(x', s)$

dove $G_t(x, x')$ è il kernel di Green (nucleo del semigruppo di diffusione), che per condizioni periodiche è:

$G_t(x, x') = (1/L) \cdot [1 + 2 \cdot \sum_{n=1}^{\infty} \exp(-D \cdot n^2 \cdot (2\pi/L)^2 \cdot t) \cdot \cos(2\pi n(x - x')/L)]$

L'ultimo integrale è un'integrale stocastica di Itô bidimensionale (spazio-tempo), che richiede interpretazione accurata.

Teorema di esistenza e unicità (schema):

Sotto condizioni appropriate (lipschitzianità locale di f, crescita sub-lineare), si può dimostrare l'esistenza di un'unica soluzione mild $u(x, t)$ che è un processo stocastico continuo in x e t. La dimostrazione procede tipicamente mediante:

1. **Approssimazione di Galerkin**: proiettare l'equazione su uno spazio di dimensione finita (ad esempio, i primi N modi di Fourier)
2. **Stime a priori**: derivare bound uniformi sulle soluzioni approssimate
3. **Passaggio al limite**: usare compattezza per estrarre una sottosuccessione convergente e verificare che il limite soddisfa l'equazione

Sezione 22.3: Analisi Spettrale e Decomposizione in Modi Normali

Per equazioni lineari o linearizzate, la decomposizione in autofunzioni dell'operatore spaziale fornisce insights cruciali. Consideriamo l'equazione linearizzata attorno a uno stato uniforme $\bar{u}$:

$\partial u/\partial t = D \cdot \partial^2 u/\partial x^2 + f'(\bar{u}) \cdot u + \sigma \cdot \xi(x, t)$

Su $[0, L]$ con condizioni periodiche, le autofunzioni dell'operatore di diffusione $\partial^2/\partial x^2$ sono:

$\varphi_n(x) = \exp(i \cdot 2\pi n \cdot x/L)/\sqrt{L}, n \in \mathbb{Z}$

con autovalori:

$\lambda_n = -D \cdot (2\pi n/L)^2$

Espandiamo la soluzione in serie di Fourier:

$u(x, t) = \sum_n a_n(t) \cdot \varphi_n(x)$

Sostituendo nell'equazione e proiettando su φ_n:

$da_n/dt = [f'(\bar{u}) - D \cdot (2\pi n/L)^2] \cdot a_n + \sigma \cdot \xi_n(t)$

dove $\xi_n(t) = \langle \xi(x, t), \varphi_n(x) \rangle$ è il rumore proiettato sul modo n. Questi sono processi di rumore bianco indipendenti con:

$E[\xi_n(t) \cdot \xi_m(s)] = \delta_{nm} \cdot \delta(t - s)$

Ogni modo evolve indipendentemente secondo un'equazione di Ornstein-Uhlenbeck:

$da_n = [f'(\bar{u}) - D \cdot (2\pi n/L)^2] \cdot a_n \cdot dt + \sigma \cdot dW_n(t)$

La soluzione è:

$a_n(t) = a_n(0) \cdot \exp\{[f'(\bar{u}) - D \cdot (2\pi n/L)^2] \cdot t\} + \sigma \cdot \int_0^t \exp\{[f'(\bar{u}) - D \cdot (2\pi n/L)^2] \cdot (t - s)\}\, dW_n(s)$

Il valore atteso è:

$E[a_n(t)] = a_n(0) \cdot \exp\{[f'(\bar{u}) - D \cdot (2\pi n/L)^2] \cdot t\}$

La varianza si calcola usando l'isometria di Itô:

$\mathrm{Var}[a_n(t)] = \sigma^2 \cdot \int_0^t \exp\{2[f'(\bar{u}) - D \cdot (2\pi n/L)^2] \cdot (t - s)\}\, ds$

Ponendo $\alpha_n = f'(\bar{u}) - D \cdot (2\pi n/L)^2$:

Se $\alpha_n < 0$ (modo stabile): $\mathrm{Var}[a_n(t)] = \sigma^2 \cdot \int_0^t \exp\{2\alpha_n \cdot (t - s)\}\, ds = \sigma^2 \cdot \exp(2\alpha_n \cdot t) \cdot \int_0^t \exp(-2\alpha_n \cdot s)\, ds = \sigma^2 \cdot \exp(2\alpha_n \cdot t) \cdot [-\exp(-2\alpha_n \cdot s)/(2\alpha_n)]_0^t = \sigma^2 \cdot \exp(2\alpha_n \cdot t) \cdot [1 - \exp(-2\alpha_n \cdot t)]/(2\alpha_n) = \sigma^2/(2\alpha_n) \cdot [\exp(2\alpha_n \cdot t) - 1]$

Per $t \to \infty$, se $\alpha_n < 0$:

$\mathrm{Var}[a_n(\infty)] = \sigma^2/(2|\alpha_n|) = \sigma^2/(2[D \cdot (2\pi n/L)^2 - f'(\bar{u})])$

La varianza diverge quando $\alpha_n \to 0^-$, segnalando una transizione di stabilità. Per i modi con n grande, la diffusione domina: $\alpha_n \approx -D \cdot (2\pi n/L)^2 \to -\infty$, e la varianza:

$\mathrm{Var}[a_n(\infty)] \approx \sigma^2 \cdot L^2/(8\pi^2 \cdot D \cdot n^2)$

Le fluttuazioni su scale spaziali piccole (n grande) sono soppresse dalla diffusione.

Sezione 22.4: Esponenti Critici e Scaling Dinamico

Vicino a una transizione di fase (ad esempio, una biforcazione), i sistemi stocastici spazialmente estesi esibiscono comportamento critico caratterizzato da esponenti di scaling universali. Consideriamo un sistema vicino a una biforcazione saddle-node dove $f'(\bar{u}) \to 0^-$.

Il modo n = 0 (spazialmente uniforme) ha tasso di rilassamento:

$\alpha_0 = f'(\bar{u}) \to 0^-$

e varianza divergente:

$\mathrm{Var}[a_0(\infty)] = \sigma^2/(2|f'(\bar{u})|) \to \infty$

Questo è l'amplificazione della varianza vicino alla criticità. Definiamo $\varepsilon = |f'(\bar{u})|$ come distanza dalla criticità. Allora:

$\mathrm{Var}[a_0] \sim \varepsilon^{-\gamma}$

con esponente critico $\gamma = 1$.

Il tempo di correlazione temporale (quanto a lungo il sistema "ricorda" il suo stato passato) diverge come:

$\tau \sim \varepsilon^{-\nu}$

con $\nu = 1$ (in questo caso).

La lunghezza di correlazione spaziale (oltre la quale le fluttuazioni sono non correlate) può essere stimata confrontando il tasso di rilassamento del modo uniforme con quello del primo modo spaziale (n = 1):

$\alpha_1 = f'(\bar{u}) - D \cdot (2\pi/L)^2$

Vicino alla criticità, $f'(\bar{u}) \approx 0$, quindi:

$\alpha_1 \approx -D \cdot (2\pi/L)^2$

La lunghezza caratteristica dove la diffusione e la reazione bilanciano è:

$\xi \sim \sqrt{(D/|f'(\bar{u})|)} \sim \varepsilon^{-1/2}$

Questo definisce l'esponente di lunghezza di correlazione $\nu_\xi = 1/2$.

La relazione tra esponenti temporali e spaziali è data dalla dynamic scaling hypothesis:

$z = \nu/\nu_\xi$

dove z è l'esponente dinamico. In questo caso:

$z = 1/(1/2) = 2$

Questa relazione $z = 2$ è caratteristica della dinamica diffusiva ed è universale per molte classi di sistemi.

Capitolo Ventitreesimo: Fronti Stocastici e Invasioni Biologiche

Sezione 23.1: Fronti di Propagazione in Presenza di Rumore

La propagazione di fronti di invasione biologica - onde viaggianti che separano regioni occupate dalla specie invasiva da regioni vuote - è un fenomeno centrale in ecologia. In presenza di rumore ambientale e demografico, questi fronti non sono più superfici lisce che si propagano con velocità costante, ma diventano oggetti stocastici fluttuanti.

Consideriamo l'equazione di Fisher-KPP stocastica:

$\partial u/\partial t = D \cdot \partial^2 u/\partial x^2 + r \cdot u \cdot (1 - u) + \sigma \cdot \sqrt{u} \cdot \xi(x, t)$

Il termine di rumore $\sigma \cdot \sqrt{u} \cdot \xi$ è proporzionale a $\sqrt{u}$, riflettendo il fatto che le fluttuazioni demografiche scalano con la radice quadrata della dimensione della popolazione (rumore demografico intrinseco).

Per il caso deterministico ($\sigma = 0$), sappiamo che esistono soluzioni di fronte viaggiante:

$u(x, t) = U(\xi), \xi = x - c \cdot t$

con velocità minima:

$c_{min} = 2\sqrt{(D \cdot r)}$

In presenza di rumore, il concetto stesso di "velocità del fronte" richiede ridefinizione. Il fronte non è più una curva deterministica ma una superficie stocastica fluttuante. Definiamo la posizione del fronte h(t) come la posizione dove $u(h(t), t) = 1/2$ (livello medio).

La dinamica di h(t) può essere derivata mediante un'approssimazione di fronte ripido (steep front approximation). Se il fronte è molto più stretto della scala di correlazione del rumore, possiamo approssimare:

$dh/dt = c_{eff} + \eta(t)$

dove c_eff è la velocità media effettiva e $\eta(t)$ è un rumore che rappresenta le fluttuazioni stocastiche della velocità. La correlazione del rumore η può essere calcolata usando la teoria delle perturbazioni.

Calcolo perturbativo della velocità media:

In presenza di rumore debole, la velocità media può differire dalla velocità deterministica. Usando la teoria delle perturbazioni, si espande:

$c_eff = c_0 + \sigma^2 \cdot c_1 + O(\sigma^4)$

dove $c_0 = 2\sqrt{(D \cdot r)}$ è la velocità deterministica.

La correzione del secondo ordine c_1 può essere calcolata mediante il metodo delle multiple scale o homogenizzazione stocastica. Il risultato (per rumore non correlato spazialmente) è:

c_1 = -costante/(D · r)^{3/2}

La velocità media diminuisce in presenza di rumore! Questo fenomeno contro-intuitivo si spiega notando che il rumore genera irregolarità nel fronte che rallentano la propagazione complessiva.

Sezione 23.2: Rugosità dei Fronti Stocastici e Classi di Universalità di Kardar-Parisi-Zhang

La sezione precedente ha introdotto il concetto di fronte stocastico come superficie fluttuante la cui posizione h(x,t) in funzione della coordinata trasversale x e del tempo t non è deterministica ma soggetta a fluttuazioni casuali. La rugosità di questa superficie, ovvero la magnitudine delle deviazioni dalla forma media, costituisce una proprietà fondamentale che caratterizza la dinamica del fronte e che può essere quantificata mediante esponenti di scaling universali.

Per comprendere matematicamente la rugosità, consideriamo un fronte di invasione che si propaga nella direzione x positiva. In assenza di rumore, il fronte avrebbe una forma deterministica $h(x,t) = h_0 + c \cdot t$, dove h_0 è la posizione iniziale e c la velocità costante. In presenza di rumore spaziotemporale, la posizione del fronte diventa una funzione aleatoria sia dello spazio che del tempo.

Definiamo la rugosità locale (o larghezza dell'interfaccia) w(L,t) come la deviazione standard della posizione del fronte calcolata su una finestra spaziale di dimensione L:

$w(L,t) = \sqrt{[\langle [h(x,t) - \langle h(x,t) \rangle_L]^2 \rangle_L]}$

dove $\langle \cdot \rangle_L$ indica la media spaziale su un intervallo di lunghezza L. Questa quantità misura quanto il fronte è "rugoso" o irregolare su scala L al tempo t.

La teoria del scaling dinamico, sviluppata nella fisica statistica dei sistemi fuori equilibrio e applicabile alle interfacce stocastiche in ecologia, predice che la rugosità segue leggi di potenza caratteristiche. Per tempi brevi (prima che il sistema raggiunga un regime stazionario), la rugosità cresce nel tempo secondo:

$w(L,t) \propto t^\beta$

dove β è l'esponente di crescita. Questo regime è chiamato regime di crescita. Il fronte diventa sempre più irregolare man mano che si propaga, accumulando fluttuazioni stocastiche.

Per tempi lunghi, quando $t \to \infty$, la rugosità satura a un valore che dipende dalla dimensione della finestra di osservazione:

$w(L,\infty) \propto L^\alpha$

dove α è l'esponente di rugosità. Superfici con $\alpha > 0$ presentano auto-affinità: zoommando su porzioni più piccole del fronte, si osserva una struttura simile a quella su scale più grandi, con una rugosità che scala con la dimensione secondo la legge di potenza.

La relazione tra la rugosità a tempo finito e quella di saturazione è governata da una funzione di scaling universale. Possiamo scrivere:

$w(L,t) = L^{\alpha} \cdot f(t/L^{z})$

dove z è l'esponente dinamico e f(u) è una funzione di scaling che soddisfa:

- $f(u) \propto u^{\beta}$ per $u \ll 1$ (regime di crescita)
- $f(u) \to$ costante per $u \gg 1$ (regime di saturazione)

Il tempo caratteristico per raggiungere la saturazione scala quindi come:

$t_{sat} \propto L^{z}$

L'esponente dinamico z quantifica come il tempo di rilassamento del sistema scala con la dimensione spaziale.

Gli esponenti α, β, z non sono indipendenti ma sono legati dalla relazione di scaling:

$z = \alpha/\beta$

Questa relazione, chiamata relazione di Family-Vicsek, riflette la coerenza interna del framework di scaling dinamico.

La Classe di Universalità di Kardar-Parisi-Zhang (KPZ)

Un risultato fondamentale nella fisica delle interfacce stocastiche è che molti sistemi diversi, apparentemente senza relazione, esibiscono gli stessi esponenti di scaling. Questi sistemi appartengono alla stessa "classe di universalità", determinata dalle simmetrie fondamentali e dalle non linearità del problema piuttosto che dai dettagli microscopici specifici.

La classe di universalità più importante per i fronti di invasione ecologica è la classe di Kardar-Parisi-Zhang (KPZ), dal nome dei fisici che nel 1986 proposero l'equazione che la caratterizza. L'equazione KPZ, nella sua forma più generale, descrive l'evoluzione della posizione del fronte h(x,t):

$\partial h/\partial t = \nu \cdot \partial^2 h/\partial x^2 + \lambda/2 \cdot (\partial h/\partial x)^2 + \eta(x,t)$

dove ν è il coefficiente di diffusione (o "tensione superficiale" in analogia con interfacce fisiche), λ è il coefficiente non lineare, e η(x,t) è un rumore bianco spaziotemporale con correlazioni:

$\langle \eta(x,t) \rangle = 0 \; \langle \eta(x,t) \cdot \eta(x',t') \rangle = 2D \cdot \delta(x-x') \cdot \delta(t-t')$

dove D è l'intensità del rumore.

Il termine cruciale è quello non lineare $\lambda/2 \cdot (\partial h/\partial x)^2$. Questo termine ha un'interpretazione geometrica profonda: rappresenta l'effetto della crescita laterale del fronte. Quando il fronte è inclinato localmente ($\partial h/\partial x \neq 0$), cresce in direzione normale alla superficie piuttosto che verticalmente, il che introduce una dipendenza quadratica nel gradiente. In ecologia, questo corrisponde al fatto che gli individui si disperdono in tutte le direzioni, non solo nella direzione media di propagazione del fronte.

Derivazione dell'Equazione KPZ per Fronti di Invasione Ecologica

Per comprendere come l'equazione KPP stocastica per la dinamica di popolazione si connetta all'equazione KPZ per la posizione del fronte, procediamo con una derivazione sistematica basata sulla trasformazione di Cole-Hopf stocastica.

Partiamo dall'equazione di Fisher-KPP stocastica:

$\partial u/\partial t = D \cdot \partial^2 u/\partial x^2 + r \cdot u \cdot (1 - u) + \sigma \cdot \sqrt{u} \cdot \xi(x,t)$

Introduciamo la trasformazione logaritmica:

$u(x,t) = \exp[-\varphi(x,t)]$

Sostituendo nell'equazione e usando le regole del calcolo stocastico (lemma di Itô), otteniamo un'equazione per φ. Nel regime di fronte ripido, dove la transizione da $u \approx 0$ a $u \approx 1$ avviene su una scala spaziale stretta, possiamo approssimare l'equazione per φ e poi identificare la posizione del fronte h(t) come la curva di livello dove φ assume un valore critico.

Il calcolo dettagliato, che richiede tecniche di espansione asintotica e matching di soluzioni interne ed esterne, porta all'equazione per h(x,t) nella forma KPZ con coefficienti che dipendono dai parametri ecologici originali:

$\nu \propto D \; \lambda \propto \sqrt{r} \; D_rumore \propto \sigma^2$

La derivazione completa è tecnicamente complessa e coinvolge metodi di teoria delle perturbazioni singolari, ma il risultato chiave è che la dinamica del fronte di invasione ecologica in presenza di rumore demografico appartiene alla classe di universalità KPZ.

Esponenti di Scaling della Classe KPZ

L'equazione KPZ non può essere risolta analiticamente in dimensione d = 1 (fronte unidimensionale). Gli esponenti di scaling devono essere determinati mediante metodi numerici, gruppo di rinormalizzazione dinamico, o tecniche di campo medio. I valori esatti in d = 1 sono stati determinati con grande precisione mediante simulazioni numeriche e, più recentemente, mediante metodi esatti basati su connessioni con matrici random:

$\alpha = 1/2 \; \beta = 1/3 \; z = 3/2$

Questi valori soddisfano la relazione di scaling: $z = \alpha/\beta = (1/2)/(1/3) = 3/2$. ✓

L'interpretazione ecologica di questi esponenti è profonda:

1. **$\alpha = 1/2$**: La rugosità del fronte scala con la radice quadrata della dimensione spaziale. Un fronte osservato su una distanza 100 volte maggiore appare $\sqrt{100} = 10$ volte più rugoso. Questo è un comportamento di "random walk" nello spazio: le fluttuazioni accumulano diffusivamente.
2. **$\beta = 1/3$**: La rugosità cresce come la radice cubica del tempo. Questo è più lento della diffusione normale (che darebbe $\beta = 1/2$) a causa delle correlazioni introdotte dalla non linearità KPZ.
3. **$z = 3/2$**: Il tempo necessario per "lisciare" il fronte su una scala L scala come L^(3/2). Fluttuazioni su scale grandi richiedono tempi molto lunghi per rilassare.

Conseguenze per la Prevedibilità delle Invasioni Biologiche

La natura stocastica e l'appartenenza alla classe KPZ hanno conseguenze pratiche importanti per la gestione delle specie invasive. La posizione futura del fronte non può essere prevista con precisione arbitraria, nemmeno conoscendo perfettamente i parametri ecologici. L'incertezza cresce nel tempo secondo:

$\sigma_posizione(t) \propto t\hat{}(1/3)$

Anche dopo la correzione per la velocità media, l'errore di previsione cresce indefinitamente, sebbene più lentamente che per una diffusione normale. Questo pone limiti fondamentali alla capacità di prevedere dove esattamente un'invasione raggiungerà una data soglia di densità.

Tuttavia, il framework KPZ fornisce anche strumenti predittivi robusti. Le distribuzioni di probabilità della posizione del fronte, delle dimensioni delle fluttuazioni, e dei tempi di primo passaggio possono essere caratterizzate universalmente. Ad esempio, la distribuzione della posizione del fronte a tempo lungo appartiene alla classe delle distribuzioni di Tracy-Widom, originariamente scoperte nella teoria delle matrici random ma ora riconosciute come universali per processi della classe KPZ.

Sezione 23.3: Fronti Stocastici in Ambienti Eterogenei: Oltre l'Equazione KPZ Standard

L'equazione KPZ standard assume omogeneità spaziale dei parametri: il coefficiente di diffusione ν, il termine non lineare λ, e l'intensità del rumore D sono costanti nello spazio. Tuttavia, gli ambienti ecologici reali sono intrinsecamente eterogenei: la qualità dell'habitat varia spazialmente, creando regioni favorevoli e sfavorevoli per la crescita e la dispersione della popolazione invasiva.

Per incorporare questa realtà, consideriamo una generalizzazione dell'equazione KPZ con parametri spazialmente variabili:

$$\partial h/\partial t = \nu(x) \cdot \partial^2 h/\partial x^2 + \lambda(x)/2 \cdot (\partial h/\partial x)^2 + V(x) \cdot \partial h/\partial x + \eta(x,t)$$

Il termine aggiuntivo $V(x) \cdot \partial h/\partial x$ rappresenta un "potenziale" spazialmente variabile che può accelerare o rallentare la propagazione del fronte in funzione della posizione. In termini ecologici, $V(x)$ codifica la variazione spaziale del tasso di crescita intrinseco: $V(x) > 0$ in regioni favorevoli (alta qualità dell'habitat), $V(x) < 0$ in regioni sfavorevoli.

Fronti in Presenza di Barriere: Il Problema dell'Attraversamento

Un caso di particolare rilevanza ecologica è la presenza di barriere o "colli di bottiglia" che la specie invasiva deve superare. Matematicamente, questo corrisponde a regioni dove $V(x) < 0$ è sufficientemente negativo da creare una barriera energetica.

Consideriamo un potenziale della forma:

$$V(x) = V_0 \cdot [1 - \exp(-(x-x_b)^2/(2w^2))]$$

dove x_b è la posizione della barriera, w la sua larghezza, e $V_0 < 0$ la sua altezza (in valore assoluto). Il fronte che si avvicina alla barriera subisce un rallentamento. La probabilità di attraversamento dipende crucialmente dal bilancio tra l'altezza della barriera e l'intensità delle fluttuazioni stocastiche.

Nel regime di rumore debole, l'attraversamento della barriera è un evento raro governato dalla teoria delle grandi deviazioni. Il tempo medio di primo passaggio τ attraverso la barriera scala esponenzialmente con l'altezza della barriera:

$$\langle \tau \rangle \propto \exp[|V_0| \cdot w / D]$$

dove D è l'intensità del rumore. Questo comportamento di Arrhenius riflette il fatto che l'attraversamento richiede una fluttuazione statistica sufficientemente grande da "scavalcare" la barriera.

Nel regime di rumore forte, invece, le fluttuazioni dominano e il fronte attraversa la barriera in un tempo finito che dipende debolmente dall'altezza della barriera. La transizione tra questi due regimi avviene quando:

$|V_0| \cdot w \approx D$

Questa condizione definisce una barriera "critica" oltre la quale l'invasione è fortemente rallentata o arrestata.

Localizzazione del Fronte in Potenziali Casuali

Un caso ancora più complesso, ma ecologicamente realistico, è quello in cui l'eterogeneità ambientale stessa è casuale: V(x) è una funzione aleatoria dello spazio. Questo modella ecosistemi con variabilità spaziale stocastica della qualità dell'habitat.

Per potenziali casuali correlati, con funzione di autocorrelazione:

$\langle V(x) \cdot V(x') \rangle = \sigma_V^2 \cdot \exp[-|x-x'|/\xi_V]$

dove σ_V^2 è la varianza del potenziale e ξ_V la lunghezza di correlazione spaziale, il comportamento del fronte dipende criticamente dal rapporto tra ξ_V e la lunghezza caratteristica del fronte stesso.

Quando ξ_V è molto piccola (variabilità spaziale su scala fine), il fronte media efficacemente le fluttuazioni del potenziale e si propaga con una velocità effettiva ridotta ma deterministica. Questo regime è governato da un'omogeneizzazione del potenziale casuale.

Quando ξ_V è grande (variabilità su larga scala), il fronte può essere "intrappolato" (pinned) in regioni favorevoli, con propagazione che procede mediante salti sporadici tra isole di habitat favorevole. Questo regime è analogo alla localizzazione di Anderson nella meccanica quantistica.

La transizione tra regime di propagazione e regime di localizzazione è un fenomeno di soglia governato dal parametro adimensionale:

$\Lambda = \sigma_V^2 \cdot \xi_V / D$

Per $\Lambda \ll 1$, il fronte si propaga. Per $\Lambda \gg 1$, il fronte può localizzarsi. La soglia critica Λ_c dipende dai dettagli della distribuzione di V(x) e dalla dimensionalità del sistema.

Sezione 23.4: Dinamica Stocastica di Fronti Bidimensionali: Forme Complesse e Pattern Spaziali

Finora abbiamo considerato fronti essenzialmente unidimensionali: interfacce che separano una regione occupata da una vuota lungo una singola direzione spaziale. In sistemi ecologici bidimensionali (paesaggi reali), i fronti di invasione sono curve chiuse (o superfici in 3D) che si espandono nello spazio, e la loro forma geometrica evolve in modo complesso sotto l'influenza di crescita, diffusione, e rumore.

Consideriamo un fronte che inizialmente ha forma approssimativamente circolare attorno a un punto di introduzione della specie invasiva. La posizione del fronte può essere descritta in coordinate polari come $r = R(\theta,t)$, dove θ è l'angolo azimutale e $R(\theta,t)$ è il raggio del fronte in funzione dell'angolo e del tempo.

L'equazione di evoluzione per $R(\theta,t)$ in presenza di tensione superficiale, crescita normale, e rumore è:

$\partial R/\partial t = v_n + \varkappa(\theta) \cdot (\partial^2 R/\partial \theta^2 + R) + \eta(\theta,t)$

dove:

- v_n è la velocità normale di crescita (analoga alla velocità di Fisher per fronti 1D)
- $\varkappa(\theta)$ è il coefficiente di tensione superficiale (che tende a lisciare irregolarità)
- Il termine $\partial^2 R/\partial\theta^2 + R$ rappresenta la curvatura locale del fronte
- $\eta(\theta,t)$ è rumore angolare

Questa equazione può essere vista come un'equazione KPZ "piegata" in geometria polare. Le perturbazioni della forma circolare si decompongono in modi angolari:

$R(\theta,t) = R_0(t) + \sum_{m=1}^{\infty} [a_m(t) \cdot \cos(m\theta) + b_m(t) \cdot \sin(m\theta)]$

Il modo $m = 0$ corrisponde all'espansione radiale media, mentre modi con $m \geq 1$ rappresentano deformazioni della forma: $m = 1$ è una traslazione del centro, $m = 2$ un'ellitticità, $m = 3$ una forma triangolare, e così via.

L'evoluzione dei coefficienti di Fourier $a_m(t)$, $b_m(t)$ segue da equazioni accoppiate ottenute proiettando l'equazione completa sui modi angolari. Per piccole deformazioni, queste equazioni si linearizzano:

$da_m/dt = -\varkappa \cdot m \cdot (m-1) \cdot a_m/R_0^2 + \xi_m(t)$

dove $\xi_m(t)$ sono rumori indipendenti con varianza proporzionale a $1/m$ (rumori alle alte frequenze angolari sono soppressi dalla diffusione).

Il tasso di decadimento $-\varkappa \cdot m \cdot (m-1) / R_0^2$ mostra che modi con m grande (fluttuazioni su scale angolari fini) decadono rapidamente, mentre modi con m piccolo (deformazioni su larga scala) decadono lentamente. Questo porta a un coarse-graining dinamico: la forma del fronte diventa progressivamente più liscia su scale angolari fini man mano che R_0 cresce.

All'equilibrio tra rumore che genera irregolarità e tensione che le liscia, lo spettro di potenza delle fluttuazioni della forma è:

$\langle |a_m|^2 \rangle \propto 1/[m \cdot (m-1)]$

Questo spettro implica che la rugosità della linea di fronte (deviazione dalla forma circolare media) cresce logaritmicamente con la scala angolare considerata, piuttosto che con una legge di potenza come in 1D.

Instabilità Morfologiche: Dita di Invasione e Pattern di Mullins-Sekerka

In condizioni specifiche, i fronti bidimensionali possono sviluppare instabilità morfologiche che portano alla formazione spontanea di strutture complesse come "dita" di invasione che si protendono nel territorio non occupato. Questo fenomeno, analogo all'instabilità di Mullins-Sekerka nella crescita di cristalli, si verifica quando la crescita normale del fronte v_n dipende dalla curvatura locale.

Consideriamo un fronte con velocità locale:

$v_n = v_0 + \beta \cdot \varkappa$

dove $\varkappa = \partial^2 R/\partial\theta^2 + R$ è la curvatura locale e β un coefficiente che può essere positivo o negativo a seconda dei meccanismi ecologici sottostanti. Se $\beta < 0$ (la crescita è rallentata in regioni convesse e accelerata in regioni concave), il fronte diventa morfologicamente instabile.

Un'analisi di stabilità lineare attorno a un fronte circolare di raggio R_0 mostra che perturbazioni della forma con numero d'onda angolare m crescono se:

$m > m_c = \sqrt{(|\beta|/\varkappa \cdot R_0)}$

dove m_c è il numero d'onda critico. Modi con m < m_c decadono (sono stabilizzati dalla tensione superficiale), mentre modi con m > m_c crescono esponenzialmente.

Il modo che cresce più rapidamente è quello con:

$m_{max} \approx \sqrt{2} \cdot m_c$

Questo modo domina la dinamica e porta alla formazione di un numero finito di dita, circa m_max, distribuite uniformemente attorno al perimetro del fronte.

In contesti ecologici, questa instabilità può emergere quando la competizione intraspecifica è particolarmente intensa nelle regioni ad alta densità (centro del fronte) ma debole alla periferia, favorendo espansioni "stellate" piuttosto che circolari.

Capitolo Ventiquattresimo: Teoria delle Transizioni di Fase e Fenomeni Critici in Ecosistemi

Sezione 24.1: Transizioni di Fase di Primo e Secondo Ordine in Modelli Ecologici

La teoria delle transizioni di fase, sviluppata originariamente per sistemi fisici come liquidi che congelano o magneti che perdono la magnetizzazione, fornisce un framework potente e unificante per comprendere cambiamenti improvvisi e spesso irreversibili negli ecosistemi. L'applicazione di questi concetti all'ecologia ha rivelato che molti fenomeni - dal collasso di popolazioni all'eutrofizzazione di laghi, dalla desertificazione alla transizione tra stati alternativi stabili in praterie - possono essere compresi come transizioni di fase governate da principi matematici universali.

Una transizione di fase è definita come un cambiamento qualitativo nel comportamento macroscopico di un sistema indotto dalla variazione di un parametro di controllo. Matematicamente, si manifesta come una discontinuità o una non-analiticità in qualche quantità osservabile (chiamata parametro d'ordine) in funzione del parametro di controllo.

Distinguiamo due tipi fondamentali di transizioni:

Transizioni di fase di primo ordine: Il parametro d'ordine cambia discontinuamente al punto di transizione. Il sistema può esistere in due stati distinti per lo stesso valore del parametro di controllo (bistabilità). La transizione avviene attraverso nucleazione e crescita di domini della nuova fase all'interno della vecchia fase. C'è isteresi: il percorso forward e backward attraverso la transizione seguono traiettorie diverse.

Transizioni di fase di secondo ordine (continue): Il parametro d'ordine cambia continuamente ma la sua derivata (o una derivata di ordine superiore) presenta una discontinuità. Non c'è bistabilità e non c'è isteresi. Il sistema esibisce fenomeni critici: fluttuazioni su tutte le scale, leggi di potenza, universalità.

Esempio Paradigmatico: Eutrofizzazione di Laghi come Transizione di Primo Ordine

Consideriamo un lago che può esistere in due stati: uno stato oligotrofico (acqua chiara, bassa biomassa algale, macrofite bentoniche dominanti) e uno stato eutrofico (acqua torbida, alta biomassa algale, assenza di macrofite). Il parametro di controllo è il carico di nutrienti (fosforo) P entrante nel lago.

Un modello semplificato descrive la dinamica della biomassa algale A e dei nutrienti N mediante:

$dA/dt = r \cdot A \cdot N/(K_N + N) \cdot (1 - A/K_A) - m \cdot A - g(A)$

$dN/dt = P - \delta \cdot N - u \cdot A \cdot N/(K_N + N) + r_{recycling} \cdot A$

dove r è il tasso massimo di crescita algale, K_N la costante di semi-saturazione per nutrienti, K_A la capacità portante, m il tasso di mortalità, g(A) il termine di grazing (consumo da parte di zooplankton), u il tasso di uptake di nutrienti, δ il tasso di perdita di nutrienti (sedimentazione, outflow), P il carico esterno di nutrienti, e $r_{recycling}$ il tasso di riciclo dai detriti.

Il termine di grazing g(A) ha una forma critica. Per bassi livelli di biomassa algale, il grazing può essere efficiente: $g(A) \approx c \cdot A$. Ma quando la biomassa algale supera una soglia, la capacità di grazing satura e diventa meno efficace: $g(A) \to g_{max}$. Una forma funzionale che cattura questo è:

$g(A) = g_{max} \cdot A^q / (A_0^q + A^q)$

con $q > 1$ (tipicamente $q \approx 2$-4).

Analizzando gli equilibri del sistema in funzione di P, scopriamo che:

1. Per $P < P_{c1}$ (basso carico di nutrienti), esiste solo l'equilibrio oligotrofico con A bassa.
2. Per $P_{c1} < P < P_{c2}$ (carico intermedio), coesistono due equilibri stabili: uno oligotrofico e uno eutrofico. Quale stato il lago occupa dipende dalla storia (isteresi).
3. Per $P > P_{c2}$ (alto carico di nutrienti), esiste solo l'equilibrio eutrofico con A alta.

I punti P_{c1} e P_{c2} sono punti di biforcazione saddle-node. La regione $P_{c1} < P < P_{c2}$ è la regione di bistabilità.

Se aumentiamo gradualmente P partendo da valori bassi, il lago rimane in stato oligotrofico fino a P_{c2}, dove salta discontinuamente allo stato eutrofico (transizione di primo ordine). Se poi riduciamo P, il lago rimane eutrofico fino a $P_{c1} < P_{c2}$, dove ritorna discontinuamente allo stato oligotrofico. L'ampiezza dell'isteresi è $\Delta P = P_{c2} - P_{c1}$.

Questa struttura matematica è caratteristica delle transizioni di fase di primo ordine e ha implicazioni profonde per la gestione: ridurre il carico di nutrienti al valore che ha causato l'eutrofizzazione (P_{c2}) non è sufficiente per ripristinare lo stato oligotrofico; è necessario ridurlo ulteriormente fino a P_{c1}, spesso un valore molto più basso.

Parametro d'Ordine e Potenziale Termodinamico

Per formalizzare ulteriormente l'analogia con la fisica statistica, introduciamo un potenziale (o funzione di Lyapunov) Φ(A, P) tale che la dinamica di A segua:

$dA/dt = -\partial\Phi/\partial A + \text{rumore}$

In regime deterministico, il sistema evolve verso i minimi del potenziale Φ. Gli equilibri stabili corrispondono a minimi locali, gli equilibri instabili a massimi locali.

Per il modello di eutrofizzazione, il potenziale ha approssimativamente la forma:

$\Phi(A, P) = -\int_0^A [r \cdot s \cdot N(s)/(K_N + N(s)) \cdot (1 - s/K_A) - m \cdot s - g(s)]\, ds$

dove N(A) è determinata dall'equilibrio quasi-stazionario della dinamica dei nutrienti (assumendo che i nutrienti equilibrino rapidamente rispetto alla biomassa algale).

Al variare di P, il potenziale Φ(A, P) cambia forma. Per P piccolo, ha un solo minimo a $A \approx 0$ (stato oligotrofico). Per P grande, il minimo si sposta a A alta (stato eutrofico). Nella regione di bistabilità, Φ ha due minimi separati da un massimo locale (barriera energetica).

Il parametro d'ordine è A stesso. La transizione di primo ordine si manifesta come un salto discontinuo di A quando P attraversa P_c1 o P_c2, corrispondente al sistema che passa da un minimo del potenziale all'altro.

Fenomenologia delle Transizioni di Secondo Ordine: Percolazione Ecologica

Consideriamo ora un esempio di transizione di secondo ordine in ecologia: la percolazione in un paesaggio frammentato. Supponiamo che l'habitat sia costituito da patches distribuiti casualmente nello spazio, e che una specie possa persistere solo se esiste un cluster connesso di patches sufficientemente grande (un "cluster percolante" che attraversa il paesaggio).

Il parametro di controllo è la frazione p di patches occupati (o la probabilità che una patch casuale sia adatta). Il parametro d'ordine è la probabilità $P_\infty(p)$ che una patch scelta casualmente appartenga al cluster percolante infinito.

Nella teoria della percolazione su reticoli, esiste un valore critico p_c (la soglia di percolazione) tale che:

- Per $p < p_c$: $P_\infty(p) = 0$ (non esiste cluster percolante; il paesaggio è frammentato)
- Per $p = p_c$: Transizione di fase
- Per $p > p_c$: $P_\infty(p) > 0$ (esiste cluster percolante; il paesaggio è connesso)

Crucialmente, vicino alla transizione, P_∞ cresce come una legge di potenza:

$$P_\infty(p) \propto (p - p_c)^\beta$$

dove β è un esponente critico universale. Per percolazione su reticoli bidimensionali, $\beta = 5/36 \approx 0{,}139$.

Questa è una transizione di secondo ordine: il parametro d'ordine va continuamente da zero a un valore finito, senza discontinuità. Ma la derivata dP_∞/dp diverge a $p = p_c$, segnalando la non-analiticità.

Al punto critico $p = p_c$, il sistema esibisce invarianza di scala: cluster di tutte le dimensioni coesistono, e la distribuzione delle dimensioni dei cluster segue una legge di potenza:

$$n_s \propto s^{(-\tau)}$$

dove s è la dimensione del cluster e $\tau \approx 187/91 \approx 2{,}055$ è un altro esponente critico universale.

Ecologicamente, questo implica che quando il paesaggio è esattamente alla soglia di percolazione, esiste una gerarchia di scale spaziali senza una scala caratteristica dominante - un chiaro segnale di criticità.

Universalità e Classi di Universalità

Un risultato profondo della teoria delle transizioni di fase è l'universalità: sistemi fisicamente o biologicamente molto diversi possono esibire lo stesso comportamento critico, caratterizzato dagli stessi esponenti critici. Questo accade perché vicino alla transizione, le fluttuazioni su larga scala dominano e "dimenticano" i dettagli microscopici del sistema. Solo le simmetrie fondamentali e la dimensionalità determinano la classe di universalità.

Ad esempio, la transizione di percolazione in frammentazione di habitat, la transizione di percolazione in reti di interazione ecologica (quando link vengono rimossi casualmente), e la percolazione di siti o legami su reticoli fisici appartengono tutte alla stessa classe di universalità e quindi condividono gli stessi esponenti critici.

Questa universalità ha un valore predittivo enorme: una volta identificata la classe di universalità di una transizione ecologica, possiamo importare tutta la conoscenza matematica e i risultati numerici ottenuti in altri contesti (fisica, matematica, informatica) per fare previsioni quantitative sul sistema ecologico.

Sezione 24.2: Teoria del Campo Medio e Approssimazioni Analitiche per Transizioni di Fase Ecologiche

Per sistemi complessi con molti gradi di libertà che interagiscono, l'analisi esatta è spesso impossibile. La teoria del campo medio fornisce un'approssimazione potente che consiste nel sostituire l'effetto delle interazioni con tutti gli altri agenti con un "campo medio" effettivo che rappresenta l'influenza media dell'ambiente.

Consideriamo una metapopolazione di N patches connessi da dispersione. Sia $p_i(t) \in \{0,1\}$ lo stato della patch i (0 = vuoto, 1 = occupato). La dinamica stocastica completa richiederebbe di tracciare tutte le 2^N possibili configurazioni del sistema - chiaramente intrattabile per N grande.

Nell'approssimazione di campo medio, sostituiamo p_i con la probabilità media $\langle p_i \rangle = \psi$ e assumiamo che tutte le patches siano statisticamente indipendenti. La dinamica diventa:

$$d\psi/dt = c \cdot \psi \cdot (1 - \psi) - e \cdot \psi$$

dove c è il tasso di colonizzazione e e il tasso di estinzione locale. Questa è esattamente l'equazione di Levins che abbiamo incontrato precedentemente.

L'equilibrio di campo medio è:

$$\psi^* = 1 - e/c$$

che esiste ($\psi^* > 0$) solo se $c > e$. Il punto $c = e$ è una transizione di fase di secondo ordine tra uno stato estinto ($\psi = 0$) e uno stato occupato ($\psi > 0$). Il parametro d'ordine ψ cresce linearmente vicino alla transizione:

$$\psi \approx 1 - e/c = (c - e)/c$$

quindi l'esponente critico di campo medio è $\beta_{MF} = 1$.

La teoria del campo medio cattura la fisica essenziale ma trascura le correlazioni spaziali. In sistemi reali con struttura spaziale, le correlazioni possono modificare quantitativamente (e talvolta qualitativamente) il comportamento critico. Gli esponenti critici effettivi possono differire da quelli di campo medio.

Una condizione generale per la validità del campo medio è il criterio di Ginzburg: il campo medio è accurato quando la dimensione effettiva del sistema è sufficientemente alta, tipicamente $d > d_c$ dove d_c è la "dimensione critica superiore" che dipende dal tipo di transizione. Per percolazione, $d_c = 6$; per transizioni con interazioni a corto raggio tipo Ising, $d_c = 4$.

In ecologia, poiché molti sistemi sono essenzialmente bidimensionali ($d = 2 < d_c$), le correzioni al campo medio possono essere significative e richiedono approcci più sofisticati come il gruppo di rinormalizzazione.

Sezione 24.3: Segnali Premonitori di Transizioni Critiche: Early Warning Signals

Una delle applicazioni più importanti della teoria delle transizioni di fase in ecologia è lo sviluppo di "segnali premonitori" (early warning signals, EWS) che possano indicare l'avvicinarsi di una transizione catastrofica prima che questa si verifichi. Questo ha implicazioni cruciali per la gestione e la conservazione: se possiamo rilevare che un ecosistema si sta avvicinando a un punto di non ritorno, possiamo intervenire preventivamente.

La base teorica degli EWS risiede nel fenomeno del "critical slowing down" (rallentamento critico) che abbiamo già incontrato nel contesto delle biforcazioni saddle-node. Man mano che un sistema si avvicina a una transizione critica, il tasso al quale il sistema ritorna all'equilibrio dopo una perturbazione diminuisce, tendendo a zero esattamente alla transizione.

Matematicamente, consideriamo un sistema unidimensionale vicino a un equilibrio x^* descritto dall'equazione linearizzata:

$$dx/dt = \lambda(\mu) \cdot (x - x^*) + \text{rumore}$$

dove μ è il parametro di controllo e $\lambda(\mu)$ è l'autovalore dominante del sistema linearizzato. Quando $\mu \to \mu_c$ (il valore critico della transizione), $\lambda(\mu_c) = 0$.

Il tempo di rilassamento verso l'equilibrio è:

$$\tau = 1/|\lambda(\mu)| \to \infty \text{ quando } \mu \to \mu_c$$

Questo rallentamento ha conseguenze osservabili nelle fluttuazioni del sistema. In presenza di rumore ambientale, il sistema fluttua attorno all'equilibrio con una scala temporale caratteristica τ. Quando τ aumenta, le fluttuazioni diventano più "lente" - il sistema impiega più tempo a dimenticare perturbazioni passate.

Questo si manifesta in diversi segnali statistici:

1. Aumento della Varianza

La varianza delle fluttuazioni aumenta vicino alla criticità. Per un sistema descritto da:

$$dx = \lambda(\mu) \cdot x \cdot dt + \sigma \cdot dW(t)$$

la varianza all'equilibrio stazionario è:

$$\text{Var}[x] = \sigma^2/(2|\lambda(\mu)|) \to \infty \text{ quando } \lambda \to 0$$

Empiricamente, questo si traduce nell'osservare che la varianza di una serie temporale ecologica (ad esempio, la biomassa di una popolazione misurata mensilmente) aumenta progressivamente man mano che il sistema si avvicina a una transizione.

2. Aumento dell'Autocorrelazione

L'autocorrelazione temporale a lag τ_{lag}:

$$\text{ACF}(\tau_{lag}) = \langle x(t) \cdot x(t + \tau_{lag}) \rangle$$

aumenta vicino alla criticità. Per il processo di Ornstein-Uhlenbeck linearizzato:

$$\text{ACF}(\tau_{lag}) = \exp(-|\lambda| \cdot \tau_{lag})$$

Quando $\lambda \to 0$, la funzione di autocorrelazione decade sempre più lentamente: il sistema "ricorda" il suo passato per tempi sempre più lunghi.

In pratica, si calcola l'autocorrelazione di lag-1 (cioè, la correlazione tra misure consecutive) da una finestra mobile della serie temporale. Un aumento progressivo di AC(1) suggerisce avvicinamento a una transizione.

3. Cambiamento negli Spettri di Potenza

Lo spettro di potenza S(ω), che descrive come la varianza è distribuita tra diverse frequenze, mostra un arrossamento (reddening) vicino alla criticità: le fluttuazioni a bassa frequenza (lente) aumentano rispetto a quelle ad alta frequenza (rapide).

Per il processo di Ornstein-Uhlenbeck:

$S(\omega) = \sigma^2 / (\lambda^2 + \omega^2)$

Quando $\lambda \rightarrow 0$, lo spettro diventa sempre più dominato dalle basse frequenze. Empiricamente, questo si rileva calcolando lo spettro di potenza da una serie temporale (tipicamente mediante trasformata di Fourier) e osservando se la pendenza nello spazio logaritmico (log S vs log ω) aumenta nel tempo.

4. Skewness (Asimmetria della Distribuzione)

In prossimità di transizioni di primo ordine (con bistabilità), la distribuzione di probabilità dello stato del sistema può diventare asimmetrica. Se il sistema è vicino al limite del bacino di attrazione dell'equilibrio attuale, piccole fluttuazioni verso l'equilibrio alternativo diventano più probabili, creando una coda nella distribuzione.

La skewness è definita come:

$\text{Skew} = \langle (x - \langle x \rangle)^3 \rangle / \text{Var}[x]^{(3/2)}$

Un aumento (in valore assoluto) della skewness può indicare prossimità al bordo di un bacino di attrazione.

5. Flickering (Transizioni Temporanee)

Molto vicino a una transizione di primo ordine, il sistema può esibire "flickering": transizioni temporanee tra i due stati alternativi, con il sistema che salta avanti e indietro tra gli stati a causa di fluttuazioni stocastiche. Questo è un segnale molto forte di imminente transizione, ma si verifica solo quando il sistema è estremamente vicino al punto critico.

Limitazioni e Sfide Pratiche degli Early Warning Signals

Nonostante il loro fondamento teorico solido, l'applicazione pratica degli EWS presenta diverse sfide:

1. Richiesta di Serie Temporali Lunghe: Per calcolare statistiche robuste (varianza, autocorrelazione, spettro di potenza) servono molte osservazioni. Serie temporali ecologiche sono spesso brevi (decine di punti) e non stazionarie.

2. Presenza di Trend e Non-Stazionarietà: I metodi standard assumono che il sistema sia in uno stato quasi-stazionario che cambia lentamente. Trend deterministici (ad esempio, aumento graduale di temperatura) devono essere rimossi prima del calcolo degli EWS, ma la rimozione può introdurre artefatti.

3. Falsi Positivi e Falsi Negativi: Non tutte le transizioni sono precedute da segnali premonitori rilevabili. Transizioni indotte da shock esterni improvvisi (perturbazioni), piuttosto che da cambiamento graduale di parametri, possono non mostrare EWS. Viceversa, cambiamenti in varianza o autocorrelazione possono avere cause diverse dalla prossimità a una transizione.

4. Dipendenza dal Tasso di Cambiamento: Se il parametro di controllo cambia molto rapidamente, il sistema può attraversare la transizione prima che gli EWS abbiano tempo di manifestarsi chiaramente. L'efficacia degli EWS dipende dalla separazione tra la scala temporale del cambiamento del parametro e la scala temporale intrinseca del sistema.

5. Sistemi Multivariati e Alte Dimensioni: La maggior parte della teoria degli EWS è stata sviluppata per sistemi unidimensionali o bidimensionali. Ecosistemi reali hanno molte variabili interagenti. Generalizzazioni degli EWS a sistemi multidimensionali esistono (basate su analisi degli autovalori della matrice jacobiana, analisi delle componenti principali, ecc.) ma sono più complesse e meno testate empiricamente.

Nonostante queste limitazioni, gli EWS rappresentano uno degli sviluppi più promettenti nell'interfaccia tra matematica teorica ed ecologia applicata, e la ricerca attiva continua a raffinare i metodi e testare la loro efficacia su sistemi reali.

Sezione 24.4: Isteresi e Resilienza: della Stabilità degli Stati Alternativi

La presenza di isteresi - il fenomeno per cui il percorso del sistema dipende dalla sua storia - è un marchio distintivo delle transizioni di primo ordine e ha profonde implicazioni per la gestione degli ecosistemi. Quando un ecosistema esibisce isteresi, ripristinare le condizioni ambientali a valori precedenti alla transizione non garantisce il ritorno allo stato originale.

Per quantificare isteresi e resilienza, introduciamo il concetto di paesaggio potenziale (potential landscape). Per un sistema dinamico:

$dx/dt = f(x, \mu)$

dove μ è un parametro di controllo, possiamo (almeno localmente e per sistemi con certe proprietà) definire un potenziale $\Phi(x, \mu)$ tale che:

$f(x, \mu) = -d\Phi/dx$

Gli equilibri stabili corrispondono a minimi del potenziale, gli equilibri instabili a massimi. Il paesaggio potenziale è una rappresentazione geometrica dello spazio degli stati: palline che rotolano in una superficie corrugata verso i minimi.

Per sistemi con isteresi, il paesaggio potenziale ha (almeno) due minimi separati da una barriera (massimo locale) quando il parametro di controllo è nella regione di bistabilità.

Resilienza è definita come la profondità del bacino di attrazione attorno a un equilibrio stabile. Quantitativamente, può essere misurata come:

$R = \Phi(x_saddle) - \Phi(x_stable)$

dove x_stable è l'equilibrio stabile e x_saddle il punto di sella (barriera) più vicino che separa il bacino di attrazione. Una resilienza alta significa che serve una perturbazione grande per spingere il sistema fuori dal bacino; resilienza bassa significa vulnerabilità a perturbazioni.

Man mano che il parametro di controllo si avvicina a un punto di biforcazione saddle-node, la resilienza diminuisce:

$R(\mu) \propto |\mu - \mu_c|^{\alpha}$

dove α dipende dalla forma del potenziale vicino alla biforcazione. Per una biforcazione saddle-node standard (forma normale $\mu - x^2$), $\alpha = 3/2$.

Questo fornisce un altro early warning signal: la resilienza (misurata, ad esempio, dal tempo di recupero dopo perturbazioni sperimentali controllate) diminuisce prima di una transizione.

Esempio Quantitativo: Paesaggio Potenziale per il Modello di Eutrofizzazione

Ritorniamo al modello di eutrofizzazione del lago discusso precedentemente. Possiamo costruire esplicitamente il potenziale $\Phi(A, P)$ integrando l'equazione dinamica:

$\Phi(A, P) = -\int$ [tasso crescita - mortalità - grazing] dA

Approssimiamo con parametri numerici realistici:

- $r = 1{,}0$ (anno^{-1})
- $K_A = 10$ (g/m^2)
- $m = 0{,}2$ (anno^{-1})
- Parametri di grazing che producono saturazione a ~ 5 g/m^2

Per $P = 2$ (basso): Φ ha un solo minimo a $A \approx 0{,}5$ (stato oligotrofico) Per $P = 8$ (intermedio): Φ ha due minimi, a $A \approx 1$ e $A \approx 8$, separati da barriera a $A \approx 4$ Per $P = 15$ (alto): Φ ha un solo minimo a $A \approx 9$ (stato eutrofico)

La resilienza dello stato oligotrofico diminuisce quando P aumenta da 2 a 8, mentre quella dello stato eutrofico aumenta. A $P \approx 8$, i due stati hanno resilienza comparabile (barriera simmetricamente posizionata). Per $P > 8$, lo stato oligotrofico perde resilienza rapidamente e scompare a $P_{c2} \approx 10$.

Questo paesaggio potenziale fornisce una rappresentazione visiva e quantitativa di come il sistema risponde a perturbazioni e di quanto sia "sicuro" ciascun stato.

Capitolo Venticinquesimo: Sistemi Adattativi Complessi e Dinamica Eco-Evolutiva

Sezione 25.1: Fondamenti Matematici della Dinamica Eco-Evolutiva

Finora abbiamo considerato sistemi ecologici con parametri fissi: i tassi di crescita, mortalità, coefficienti di competizione sono stati trattati come costanti. Ma in natura, questi parametri sono essi stessi soggetti a evoluzione attraverso selezione naturale. I tratti fenotipici delle popolazioni cambiano in risposta alle pressioni selettive, e questi cambiamenti possono retroagire sulla dinamica ecologica, creando un feedback eco-evolutivo.

La dinamica eco-evolutiva accoppia due processi con scale temporali tradizionalmente considerate separate:

- **Dinamica ecologica** (veloce): cambiamenti nelle densità di popolazione, abbondanze di specie
- **Dinamica evolutiva** (lenta): cambiamenti nei tratti fenotipici medi, composizione genetica

Quando queste scale temporali sono comparabili (evoluzione contemporanea), dobbiamo modellarle simultaneamente.

Consideriamo una popolazione caratterizzata dalla sua densità $N(t)$ e da un tratto fenotipico medio $z(t)$ (ad esempio, dimensione corporea, aggressività, tolleranza alla temperatura). La dinamica accoppiata può essere scritta come:

$dN/dt = N \cdot r(z) \cdot [1 - N/K(z)]$

$dz/dt = (h^2/2) \cdot \sigma_z^2 \cdot \partial[\ln r(z)]/\partial z$

La prima equazione descrive la dinamica ecologica: la popolazione cresce logisticamente con tasso r che dipende dal tratto z e capacità portante K che può anch'essa dipendere da z.

La seconda equazione è l'**equazione del gradiente adattativo** derivata dalla genetica quantitativa. Essa afferma che il tratto medio z evolve nella direzione del gradiente del fitness logaritmico, con velocità proporzionale a:

- h^2: ereditabilità del tratto (frazione della varianza fenotipica dovuta a genetica additiva)
- σ_z^2: varianza del tratto nella popolazione

Questa formulazione assume selezione debole e variazione continua del tratto.

Derivazione dell'Equazione del Gradiente Adattativo

La derivazione rigorosa dell'equazione del gradiente adattativo richiede la teoria della genetica quantitativa. Supponiamo che il tratto z sia determinato da molti loci con effetti additivi piccoli, più rumore ambientale. Il valore del tratto per un individuo i è:

$z_i = z_g,i + z_e,i$

dove z_g è il valore genetico additivo e z_e il contributo ambientale.

Il fitness (tasso di crescita) di un individuo con tratto z_i è W(z_i). La selezione cambia la distribuzione dei tratti nella generazione successiva. Il cambiamento nel valore medio del tratto tra generazioni è dato dall'equazione di Robertson-Price:

$\Delta z = \mathrm{Cov}[z_g, W] / \langle W \rangle$

dove il denominatore $\langle W \rangle$ è il fitness medio. Poiché solo la componente genetica z_g è trasmessa, la covarianza coinvolge z_g, non z totale.

Se W(z) è approssimativamente lineare nella regione di variazione dei tratti (selezione debole), possiamo scrivere:

$W(z) \approx W(\langle z \rangle) + (\partial W/\partial z)|_{z=\langle z \rangle} \cdot (z - \langle z \rangle)$

Allora:

$\mathrm{Cov}[z_g, W] \approx (\partial W/\partial z)|\{z=\langle z \rangle\} \cdot Cov[z_g, z] = (\partial W/\partial z)|\{z=\langle z \rangle\} \cdot h^2 \cdot \sigma_z^2$

dove $h^2 = \mathrm{Var}[z_g]/\mathrm{Var}[z]$ è l'ereditabilità.

Sostituendo:

$\Delta z \approx (h^2 \cdot \sigma_z^2 / \langle W \rangle) \cdot (\partial W/\partial z)|_{z=\langle z \rangle}$

In tempo continuo, dividendo per il tempo generazionale:

$dz/dt = (h^2 \cdot \sigma_z^2) \cdot \partial[\ln W(z)]/\partial z$

dove abbiamo usato $\partial W/\partial z / W = \partial[\ln W]/\partial z$.

Identificando W(z) con il tasso malthusiano r(z) in un ambiente con densità N:

$W(z, N) = r(z) - \alpha(z) \cdot N$

dove $\alpha(z)$ è il coefficiente di competizione intraspecifica (che può dipendere da z), otteniamo l'equazione del gradiente adattativo.

Equilibri Eco-Evolutivi e Stabilità

Un equilibrio eco-evolutivo (N*, z*) è definito da:

$dN/dt = 0 \rightarrow N^* \cdot r(z^*) \cdot [1 - N^*/K(z^*)] = 0$ $dz/dt = 0 \rightarrow \partial[\ln r(z)]/\partial z|_{z=z^*} = 0$

La seconda condizione implica che z* è un punto stazionario evolutivo: non c'è selezione direzionale per cambiare il tratto. Questo non significa necessariamente che z* sia un optimum globale del fitness - potrebbe essere un massimo locale, un minimo, o un punto di sella nello spazio dei tratti.

Per determinare la stabilità, linearizziamo attorno a (N*, z*):

$d(\delta N)/dt = [\partial(N \cdot r \cdot (1-N/K))/\partial N]^* \cdot \delta N + [\partial(N \cdot r \cdot (1-N/K))/\partial z]^* \cdot \delta z$

$d(\delta z)/dt = [(h^2\sigma_z^2/2) \cdot \partial^2(\ln r)/\partial N \partial z]^* \cdot \delta N + [(h^2\sigma_z^2/2) \cdot \partial^2(\ln r)/\partial z^2]^* \cdot \delta z$

La matrice jacobiana è:

$J = | \partial f_N/\partial N \ \partial f_N/\partial z | \ | \partial f_z/\partial N \ \partial f_z/\partial z |$

Gli autovalori di J determinano la stabilità. Per un equilibrio eco-evolutivamente stabile, entrambi gli autovalori devono avere parte reale negativa.

Una condizione necessaria per stabilità evolutiva è che z* sia un massimo locale del fitness:

$\partial^2[\ln r(z)]/\partial z^2|_{z=z^*} < 0$

Questa è la condizione di ESS (Evolutionarily Stable Strategy) nel senso classico.

Ma la stabilità eco-evolutiva richiede di più: anche la dinamica ecologica deve essere stabile, e ci devono essere feedbacks stabilizzanti tra ecologia ed evoluzione.

Sezione 25.2: Coevoluzione Preda-Predatore: La Corsa agli Armamenti Evolutiva

25.2.1 Fondamenti Teorici della Coevoluzione Antagonista

La coevoluzione tra prede e predatori rappresenta uno dei teatri più drammatici e matematicamente ricchi della dinamica evolutiva. Quando una preda evolve meccanismi di difesa più efficaci, la pressione selettiva sui predatori aumenta, favorendo l'evoluzione di strategie di caccia migliorate. Questo, a sua volta, intensifica la selezione sulle prede, innescando una spirale evolutiva che Leigh Van Valen immortalò nella metafora della "Regina Rossa", tratta da Lewis Carroll: "ci vuole tutta la velocità che hai per rimanere nello stesso posto".

Dal punto di vista matematico, la coevoluzione preda-predatore richiede l'estensione del framework eco-evolutivo a sistemi con almeno due specie interagenti, ciascuna caratterizzata dalla propria densità e dai propri tratti evolutivi. Consideriamo il caso più semplice: una popolazione di prede con densità N e tratto difensivo z (che potrebbe rappresentare, ad esempio, l'efficacia di colorazione criptica, la velocità di fuga, o la tossicità chimica), e una popolazione di predatori con densità P e tratto offensivo w (che potrebbe essere la capacità sensoriale, la velocità di inseguimento, o la resistenza alle tossine della preda).

Il sistema accoppiato di equazioni eco-evolutive si scrive:

$dN/dt = r(z) \cdot N \cdot [1 - N/K] - a(z,w) \cdot N \cdot P$

$$dP/dt = e \cdot a(z,w) \cdot N \cdot P - m(w) \cdot P$$

$$dz/dt = (h_N^2 \cdot \sigma_z^2/2) \cdot N \cdot \partial[\ln W_N(z,w,N,P)]/\partial z$$

$$dw/dt = (h_P^2 \cdot \sigma_w^2/2) \cdot P \cdot \partial[\ln W_P(z,w,N,P)]/\partial w$$

dove le prime due equazioni descrivono la dinamica ecologica delle densità, mentre le ultime due descrivono l'evoluzione dei tratti. La funzione a(z,w) rappresenta il tasso di cattura e dipende crucialmente dai tratti di entrambe le specie: a(z,w) diminuisce all'aumentare di z (difese migliori riducono la predazione) e aumenta all'aumentare di w (capacità offensive migliori aumentano la predazione).

Il fitness malthusiano della preda è:

$$W_N(z,w,N,P) = r(z) \cdot [1 - N/K] - a(z,w) \cdot P$$

Il primo termine rappresenta il vantaggio della crescita intrinseca (che può dipendere da z se il tratto difensivo ha costi fisiologici), mentre il secondo termine è il costo della predazione. Il gradiente evolutivo per la preda è:

$$\partial W_N/\partial z = \partial r/\partial z \cdot [1 - N/K] - \partial a/\partial z \cdot P$$

Questo gradiente incorpora due componenti selettive potenzialmente contrastanti: se il tratto difensivo z riduce la crescita intrinseca (costo del tratto), allora $\partial r/\partial z < 0$, creando selezione contro z elevato. Ma se z riduce efficacemente la predazione, allora $\partial a/\partial z < 0$, e il termine $-\partial a/\partial z \cdot P > 0$ crea selezione a favore di z elevato. L'equilibrio evolutivo richiede che questi due effetti si bilancino.

Analogamente, il fitness del predatore è:

$$W_P(z,w,N,P) = e \cdot a(z,w) \cdot N - m(w) - \alpha_P \cdot P$$

dove m(w) rappresenta il tasso di mortalità che può aumentare con w se il tratto offensivo è costoso (ad esempio, mantenere sensi acuti o muscolatura potente richiede energia), e $\alpha_P \cdot P$ cattura la competizione intraspecifica tra predatori. Il gradiente evolutivo per il predatore è:

$$\partial W_P/\partial w = e \cdot \partial a/\partial w \cdot N - \partial m/\partial w$$

Anche qui emerge un trade-off: investire in capacità offensive (w alto) aumenta il tasso di cattura ($\partial a/\partial w > 0$), ma può aumentare anche i costi metabolici ($\partial m/\partial w > 0$).

25.2.2 Forma Funzionale del Tasso di Cattura e Matching Alleles

La specificazione della funzione a(z,w) è cruciale e riflette le assunzioni biologiche sul meccanismo dell'interazione preda-predatore. Una formulazione classica, derivata dalla teoria del matching genetico, assume che l'efficacia della predazione dipenda dalla distanza fenotipica tra preda e predatore nello spazio dei tratti:

$$a(z,w) = a_{max} \cdot \exp[-(z - w)^2/(2\sigma_a^2)]$$

Questa forma gaussiana assume che la predazione sia massima quando i tratti sono perfettamente accoppiati ($z = w$), e diminuisce quando preda e predatore divergono nello spazio fenotipico. Il parametro σ_a controlla la larghezza della funzione di accoppiamento: σ_a piccolo implica che anche piccole differenze tra z e w riducono drasticamente la predazione (specializzazione stretta), mentre σ_a grande implica che il predatore è efficace contro un ampio range di fenotipi di prede (generalizzazione).

Un'alternativa biologicamente rilevante è la forma additiva:

$$a(z,w) = a_0 \cdot \exp[-\alpha \cdot z + \beta \cdot w]$$

dove $\alpha > 0$ misura l'efficacia difensiva della preda e $\beta > 0$ l'efficacia offensiva del predatore. Questa forma assume che difese e offese contribuiscano indipendentemente al tasso di cattura, senza interazione diretta tra i tratti.

Per la forma gaussiana, i gradienti evolutivi diventano:

$$\partial a/\partial z = a(z,w) \cdot (w - z)/\sigma_a^2$$

$$\partial a/\partial w = a(z,w) \cdot (z - w)/\sigma_a^2 = -\partial a/\partial z$$

Sostituendo nell'equazione del gradiente per la preda:

$$dz/dt = (h_N^2 \cdot \sigma_z^2/2) \cdot N \cdot [\partial r/\partial z \cdot (1 - N/K) - a(z,w) \cdot (w - z)/\sigma_a^2 \cdot P]$$

E per il predatore:

$$dw/dt = (h_P^2 \cdot \sigma_w^2/2) \cdot P \cdot [e \cdot a(z,w) \cdot (z - w)/\sigma_a^2 \cdot N - \partial m/\partial w]$$

Osserviamo che i termini evolutivi hanno segni opposti: quando $z < w$ (la preda è "indietro" rispetto al predatore), la selezione spinge z verso valori maggiori ($\partial a/\partial z \cdot (w - z) > 0$ genera selezione positiva per z), mentre spinge w verso valori minori (il predatore è "eccessivamente specializzato" e subisce selezione per ridurre w). Questo crea una dinamica di inseguimento reciproco.

25.2.3 Analisi degli Equilibri Coevolutivi: Condizioni di Stazionarietà

Un equilibrio coevolutivo (N^*, P^*, z^*, w^*) richiede che tutte e quattro le derivate temporali si annullino simultaneamente:

$r(z^*) \cdot N^* \cdot [1 - N^*/K] - a(z^*,w^*) \cdot N^* \cdot P^* = 0$ ...(1)

$e \cdot a(z^*,w^*) \cdot N^* \cdot P^* - m(w^*) \cdot P^* = 0$ ...(2)

$\partial r/\partial z|_* \cdot (1 - N^*/K) - \partial a/\partial z|_* \cdot P^* = 0$ ...(3)

$e \cdot \partial a/\partial w|_* \cdot N^* - \partial m/\partial w|_* = 0$ ...(4)

dove $|_*$ indica valutazione all'equilibrio.

Dall'equazione (2), assumendo $P^* > 0$:

$e \cdot a(z^*,w^*) \cdot N^* = m(w^*)$

$N^* = m(w^*) / [e \cdot a(z^*,w^*)]$

Questa relazione determina la densità di prede all'equilibrio in funzione dei tratti evolutivi. Notiamo che N^* aumenta se la mortalità del predatore m aumenta o se l'efficienza di conversione e diminuisce, ma diminuisce se il tasso di cattura a aumenta - tutti risultati ecologicamente intuitivi.

Dall'equazione (1), assumendo $N^* > 0$:

$r(z^*) \cdot [1 - N^*/K] = a(z^*,w^*) \cdot P^*$

$P^* = r(z^*) \cdot [1 - N^*/K] / a(z^*,w^*)$

Sostituendo l'espressione per N^*:

$P^* = r(z^*) \cdot [1 - m(w^*)/(e \cdot a(z^*,w^*) \cdot K)] / a(z^*,w^*)$

$P^* = [r(z^*) / a(z^*,w^*)] \cdot [1 - m(w^*)/(e \cdot a(z^*,w^*) \cdot K)]$

Affinché $P^* > 0$, dobbiamo richiedere:

$1 - m(w^*)/(e \cdot a(z^*,w^*) \cdot K) > 0$

$$e \cdot a(z^*,w^*) \cdot K > m(w^*)$$

Questa è la condizione di invasibilità per il predatore: il tasso di acquisizione di energia dal consumo di prede ($e \cdot a \cdot K$, dove K rappresenta approssimativamente la densità di prede in assenza di predazione) deve superare il tasso di mortalità m.

Le condizioni evolutive (3) e (4) determinano i valori dei tratti z^* e w^*. Per la forma gaussiana del tasso di cattura, l'equazione (3) diventa:

$$\partial r/\partial z|_* \cdot (1 - N^*/K) - a(z^*,w^*) \cdot (w^* - z^*)/\sigma_a^2 \cdot P^* = 0$$

Se assumiamo per semplicità che r sia indipendente da z (nessun costo intrinseco del tratto difensivo), allora $\partial r/\partial z = 0$, e otteniamo:

$$a(z^*,w^*) \cdot (w^* - z^*)/\sigma_a^2 \cdot P^* = 0$$

Poiché $a(z^*,w^*) > 0$ e $P^* > 0$, questo implica:

$$w^* = z^*$$

I tratti si accoppiano perfettamente all'equilibrio! Questo è un risultato notevole: la coevoluzione porta preda e predatore a sincronizzarsi nello spazio fenotipico.

Analogamente, dall'equazione (4) con forma gaussiana:

$$e \cdot a(z^*,w^*) \cdot (z^* - w^*)/\sigma_a^2 \cdot N^* - \partial m/\partial w|_* = 0$$

Se $w^* = z^*$, allora $(z^* - w^*) = 0$, e quindi:

$$\partial m/\partial w|_* = 0$$

Questa condizione richiede che il tratto offensivo del predatore sia a un punto stazionario della funzione di costo m(w). Se m(w) ha un minimo (ad esempio, esiste un valore ottimale di investimento in capacità offensive che minimizza i costi), allora w^* coincide con questo minimo.

Sostituendo $w^* = z^*$ nelle equazioni per N^* e P^*:

$$N^* = m(z^*) / [e \cdot a(z^*,z^*)]$$

$$P^* = r(z^*) \cdot [1 - m(z^*)/(e \cdot a(z^*,z^*) \cdot K)] / a(z^*,z^*)$$

dove abbiamo usato $a(z^*,w^*) = a(z^*,z^*) = a_{max}$ poiché nella forma gaussiana il massimo si raggiunge per $z = w$.

Il valore specifico di z^* (e quindi $w^* = z^*$) è determinato da $\partial m/\partial w|_{w=z^*} = 0$. Se, ad esempio, $m(w) = m_0 + c \cdot w^2$ (costo quadratico del tratto), allora:

$\partial m/\partial w = 2c \cdot w$

$2c \cdot z^* = 0 \rightarrow z^* = 0$

In questo caso, l'equilibrio coevolutivo è al valore nullo dei tratti! Questo scenario degenere suggerisce che la forma quadratica semplice di $m(w)$ non cattura adeguatamente la biologia. Una forma più realistica potrebbe includere un beneficio intrinseco delle capacità offensive a bassi livelli (per catturare prede alternative, difendersi da predatori superiori, ecc.), portando a un minimo interno di $m(w)$.

25.2.4 Stabilità dell'Equilibrio Coevolutivo: Analisi Linearizzata

Per determinare se l'equilibrio (N^*, P^*, z^*, w^*) è stabile, dobbiamo linearizzare il sistema completo di quattro equazioni attorno all'equilibrio e analizzare gli autovalori della matrice jacobiana 4×4 risultante. Questa matrice ha la forma:

$$J = \begin{vmatrix} \partial f_N/\partial N & \partial f_N/\partial P & \partial f_N/\partial z & \partial f_N/\partial w \\ \partial f_P/\partial N & \partial f_P/\partial P & \partial f_P/\partial z & \partial f_P/\partial w \\ \partial f_z/\partial N & \partial f_z/\partial P & \partial f_z/\partial z & \partial f_z/\partial w \\ \partial f_w/\partial N & \partial f_w/\partial P & \partial f_w/\partial z & \partial f_w/\partial w \end{vmatrix}$$

dove f_N, f_P, f_z, f_w denotano i lati destri delle quattro equazioni differenziali.

Calcoliamo esplicitamente alcuni elementi critici. Per la dinamica ecologica:

$f_N = r(z) \cdot N \cdot [1 - N/K] - a(z,w) \cdot N \cdot P$

$\partial f_N/\partial N = r(z) \cdot [1 - 2N/K] - a(z,w) \cdot P$

All'equilibrio, usando $N^* = m(w^*) / [e \cdot a(z^*,w^*)]$:

$\partial f_N/\partial N|_* = r(z^*) \cdot [1 - 2N^*/K] - a(z^*,w^*) \cdot P^*$

$= r(z^*) - 2r(z^*) \cdot N^*/K - a(z^*,w^*) \cdot P^*$

Ma dall'equazione di equilibrio (1), $r(z^*) \cdot [1 - N^*/K] = a(z^*,w^*) \cdot P^*$, quindi:

$$r(z^*) = a(z^*,w^*) \cdot P^* + r(z^*) \cdot N^*/K$$

$$\partial f_N/\partial N|_* = [a(z^*,w^*) \cdot P^* + r(z^*) \cdot N^*/K] - 2r(z^*) \cdot N^*/K - a(z^*,w^*) \cdot P^*$$

$$= -r(z^*) \cdot N^*/K$$

$$< 0$$

Questo elemento diagonale è negativo, contribuendo alla stabilità ecologica.

Per il termine di accoppiamento eco-evolutivo:

$$\partial f_N/\partial z = \partial r/\partial z \cdot N \cdot [1 - N/K] + r(z) \cdot N \cdot (1/K) \cdot (-\partial N/\partial z) - \partial a/\partial z \cdot N \cdot P - a(z,w) \cdot \partial N/\partial z \cdot P$$

Questo è complesso perché N può dipendere implicitamente da z attraverso la dinamica. All'equilibrio, assumendo che la dipendenza implicita sia trascurabile su scale temporali brevi (separazione di scale ecologiche-evolutive), otteniamo approssimativamente:

$$\partial f_N/\partial z|_* \approx \partial r/\partial z|_* \cdot N^* \cdot [1 - N^*/K] - \partial a/\partial z|_* \cdot N^* \cdot P^*$$

Ma dall'equazione di stazionarietà evolutiva (3), sappiamo che:

$$\partial r/\partial z|_* \cdot (1 - N^*/K) = \partial a/\partial z|_* \cdot P^*$$

Quindi:

$$\partial f_N/\partial z|_* \approx N^* \cdot [\partial r/\partial z|_* \cdot (1 - N^*/K) - \partial a/\partial z|_* \cdot P^*] = 0$$

Questo suggerisce che, al primo ordine, non c'è feedback diretto dall'evoluzione del tratto della preda sulla sua dinamica ecologica all'equilibrio - un risultato della condizione di stazionarietà evolutiva.

Analisi completa degli autovalori richiederebbe il calcolo numerico per forme funzionali specifiche. Tuttavia, possiamo dedurre alcune proprietà generali. La matrice J ha una struttura block-triangolare approssimativa se le scale temporali ecologiche ed evolutive sono ben separate. In questo caso, gli autovalori si separano in:

1. Autovalori "ecologici" governati dal blocco 2×2 superiore sinistro (dinamica di N e P)
2. Autovalori "evolutivi" governati dal blocco 2×2 inferiore destro (dinamica di z e w)

Gli autovalori ecologici tendono ad avere parte reale maggiore (dinamica più rapida), mentre quelli evolutivi hanno parte reale minore (dinamica lenta). La stabilità complessiva richiede che tutti gli autovalori abbiano parte reale negativa.

Una condizione sufficiente per instabilità è che esista un autovalore con parte reale positiva. Questo può accadere se:

- La dinamica ecologica diventa instabile (ad esempio, oscillazioni preda-predatore amplificate)
- I feedback coevolutivi creano una corsa agli armamenti runaway
- Si verifica una risonanza tra scale temporali ecologiche ed evolutive

25.2.5 Dinamiche Cicliche e la Spirale Coevolutiva della Regina Rossa

Anche quando l'equilibrio coevolutivo esiste ed è stabile, le traiettorie possono approssimarsi ad esso attraverso spirali nel piano (z, w), riflettendo oscillazioni coevolutive. Se gli autovalori del blocco evolutivo della jacobiana sono complessi coniugati con parte reale negativa, le traiettorie spiraleggiano verso l'equilibrio.

Consideriamo il caso in cui l'equilibrio ecologico (N*, P*) si raggiunga rapidamente (separazione di scale), e analizziamo la dinamica evolutiva ridotta nel piano (z, w). Le equazioni evolutive diventano:

$dz/dt = g_z(z, w)$

$dw/dt = g_w(z, w)$

dove g_z e g_w sono funzioni complesse che incorporano i feedback ecologici tramite $N^*(z,w)$ e $P^*(z,w)$.

Per la forma gaussiana di $a(z,w)$ con $\partial r/\partial z = 0$ e $m(w) = m_0 + c \cdot (w - w_{opt})^2$ (costo con minimo a w_{opt}), i termini evolutivi sono:

$g_z(z,w) \propto -a(z,w) \cdot (w - z) \cdot P^*(z,w)$

$g_w(z,w) \propto a(z,w) \cdot (z - w) \cdot N^*(z,w) - 2c \cdot (w - w_{opt})$

All'equilibrio $(z^*, w^*) = (w_{opt}, w_{opt})$, abbiamo $g_z = g_w = 0$.

Linearizziamo:

$$J_{ev} = \begin{vmatrix} \partial g_z/\partial z & \partial g_z/\partial w \\ \partial g_w/\partial z & \partial g_w/\partial w \end{vmatrix}$$

Calcolo di $\partial g_z/\partial z$:

$\partial g_z/\partial z = -\partial a/\partial z \cdot (w - z) \cdot P^* - a \cdot (-1) \cdot P^* - a \cdot (w - z) \cdot \partial P^*/\partial z$

$= -\partial a/\partial z \cdot (w - z) \cdot P^* + a \cdot P^* - a \cdot (w - z) \cdot \partial P^*/\partial z$

All'equilibrio $w^* = z^*$, i termini con $(w - z)$ si annullano:

$\partial g_z/\partial z|_* = a_{max} \cdot P^*$

Analogamente:

$\partial g_z/\partial w|_* = -\partial a/\partial w \cdot (w - z) \cdot P^* - a \cdot (1) \cdot P^* - a \cdot (w - z) \cdot \partial P^*/\partial w$

$|_* = -a_max \cdot P^*$

Per la seconda equazione:

$\partial g_w/\partial z|_* = \partial a/\partial z \cdot (z - w) \cdot N^* + a \cdot (1) \cdot N^* + a \cdot (z - w) \cdot \partial N^*/\partial z$

$|_* = a_max \cdot N^*$

$\partial g_w/\partial w|_* = \partial a/\partial w \cdot (z - w) \cdot N^* + a \cdot (-1) \cdot N^* + a \cdot (z - w) \cdot \partial N^*/\partial w - 2c$

$|_* = -a_max \cdot N^* - 2c$

La matrice evolutiva è:

$$J_ev = \begin{vmatrix} a_max \cdot P^* & -a_max \cdot P^* \\ a_max \cdot N^* & -a_max \cdot N^* - 2c \end{vmatrix}$$

La traccia è:

$Tr(J_ev) = a_max \cdot P^* - a_max \cdot N^* - 2c = a_max \cdot (P^* - N^*) - 2c$

Il determinante è:

$Det(J_ev) = [a_max \cdot P^*] \cdot [-a_max \cdot N^* - 2c] - [-a_max \cdot P^*] \cdot [a_max \cdot N^*]$

$= -a_max^2 \cdot P^* \cdot N^* - 2c \cdot a_max \cdot P^* + a_max^2 \cdot P^* \cdot N^*$

$= -2c \cdot a_max \cdot P^*$

$< 0 \quad (\text{se } c > 0)$

Un determinante negativo implica che gli autovalori sono reali con segni opposti! Uno è positivo (instabile), l'altro negativo (stabile). L'equilibrio è un punto di sella nello spazio (z, w).

Questo risultato sorprendente indica che, con questa forma funzionale, l'equilibrio coevolutivo è intrinsecamente instabile nella dinamica evolutiva pura. Le traiettorie evolutive non convergono a un punto ma possono esibire cicli o dinamiche più complesse.

Tuttavia, questo risultato dipende criticamente dalle assunzioni semplificatrici. Se includiamo costi del tratto difensivo nella preda ($\partial r/\partial z < 0$ per z elevato), o se la forma di m(w) è più complessa, la struttura della jacobiana cambia e la stabilità può essere recuperata.

25.2.6 Coevoluzione con Ritardo Temporale: Equazioni Differenziali Ritardate

Un'estensione importante riconosce che la selezione su una specie al tempo t dipende non solo dallo stato corrente dell'altra specie, ma potenzialmente da stati passati, poiché la pressione selettiva è mediata da interazioni che hanno una storia. Questo introduce equazioni differenziali con ritardo (delay differential equations, DDEs).

Consideriamo che la selezione sulla preda al tempo t dipenda dallo stato del predatore al tempo $t - \tau$, dove τ è un ritardo temporale:

$$dz/dt = (h_N^2 \cdot \sigma_z^2/2) \cdot [\partial r/\partial z|_z(t) \cdot (1 - N(t)/K) - \partial a/\partial z|_\{z(t),w(t-\tau)\} \cdot P(t)]$$

La presenza del ritardo può destabilizzare equilibri che sarebbero stabili senza ritardo, generando oscillazioni coevolutive anche in assenza di complesse non-linearità.

Per analizzare la stabilità, linearizziamo attorno all'equilibrio e assumiamo perturbazioni della forma:

$$z(t) = z^* + \varepsilon_z \cdot \exp(\lambda \cdot t)$$

$$w(t) = w^* + \varepsilon_w \cdot \exp(\lambda \cdot t)$$

Sostituendo nell'equazione linearizzata:

$$\lambda \cdot \varepsilon_z \cdot \exp(\lambda \cdot t) = A \cdot \varepsilon_z \cdot \exp(\lambda \cdot t) + B \cdot \varepsilon_w \cdot \exp(\lambda \cdot (t - \tau))$$

$$= A \cdot \varepsilon_z \cdot \exp(\lambda \cdot t) + B \cdot \varepsilon_w \cdot \exp(\lambda \cdot t) \cdot \exp(-\lambda \cdot \tau)$$

Dividendo per $\exp(\lambda \cdot t)$:

$$\lambda \cdot \varepsilon_z = A \cdot \varepsilon_z + B \cdot \varepsilon_w \cdot \exp(-\lambda \cdot \tau)$$

Analogamente per w. Il sistema diventa:

$$\begin{vmatrix} \lambda - A & -B \cdot \exp(-\lambda \cdot \tau) \\ -C \cdot \exp(-\lambda \cdot \tau) & \lambda - D \end{vmatrix} \begin{vmatrix} \varepsilon_z \\ \varepsilon_w \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 \\ 0 \end{vmatrix}$$

L'equazione caratteristica è:

$$\det \begin{vmatrix} \lambda - A & -B \cdot \exp(-\lambda \cdot \tau) \\ -C \cdot \exp(-\lambda \cdot \tau) & \lambda - D \end{vmatrix} = 0$$

$$(\lambda - A)(\lambda - D) - B \cdot C \cdot \exp(-2\lambda \cdot \tau) = 0$$

$$\lambda^2 - (A + D) \cdot \lambda + A \cdot D - B \cdot C \cdot \exp(-2\lambda \cdot \tau) = 0$$

Questa è un'equazione trascendentale in λ, con infiniti autovalori complessi. La condizione di stabilità richiede che tutti questi autovalori abbiano parte reale negativa. Per ritardi sufficientemente piccoli, la stabilità dell'equilibrio senza ritardo è preservata. Ma esiste un ritardo critico τ_c oltre il quale autovalori attraversano l'asse immaginario (biforcazione di Hopf), generando oscillazioni coevolutive con periodo approssimativamente $4\tau_c$.

Questo meccanismo può spiegare cicli coevolutivi osservati in sistemi ospite-parassita e preda-predatore dove le generazioni sono discrete e la selezione opera con ritardo intrinseco.

Sezione 25.3: Speciazione Evolutiva e Diversificazione Adattativa

25.3.1 Modelli Matematici di Speciazione Simpatrica

La speciazione - il processo attraverso cui nuove specie emergono - è stata tradizionalmente considerata richiedere isolamento geografico (speciazione allopatrica). Tuttavia, la speciazione simpatrica, che avviene all'interno di una popolazione continua senza barriere spaziali, è possibile se la selezione divergente è sufficientemente forte e agisce contro il flusso genico omogeneizzante.

Matematicamente, la speciazione simpatrica richiede l'evoluzione di isolamento riproduttivo come conseguenza della selezione adattativa. Consideriamo un modello quantitativo semplificato: una popolazione con tratto ecologico z distribuito continuamente, e un tratto di preferenza di accoppiamento che determina con chi un individuo si accoppia preferenzialmente.

Sia $p(z, t)$ la distribuzione di densità della popolazione nello spazio dei tratti al tempo t. La dinamica di $p(z, t)$ è governata da un'equazione di reazione-diffusione nel tratto-spazio:

$$\partial p/\partial t = D_z \cdot \partial^2 p/\partial z^2 + p \cdot W(z, p) - p \cdot \int p(z') \cdot W(z', p)\, dz'$$

Il primo termine rappresenta la diffusione fenotipica dovuta a ricombinazione genetica e mutazione (che tende a omogeneizzare la distribuzione). Il secondo termine è la crescita dipendente dal tratto, dove $W(z, p)$ è il fitness dell'individuo con tratto z dato l'ambiente ecologico determinato dalla distribuzione p. Il terzo termine è normalizzazione per conservare la densità totale.

Il fitness $W(z, p)$ incorpora sia selezione ecologica che competizione. Una forma comune è:

$$W(z, p) = r \cdot [1 - \int \alpha(z, z') \cdot p(z')\, dz']$$

dove $\alpha(z, z')$ è il coefficiente di competizione tra individui con tratti z e z'. Se la competizione è più intensa tra fenotipi simili (competizione frequenza-dipendente), allora:

$$\alpha(z, z') = \alpha_{max} \cdot \exp[-(z - z')^2/(2\sigma_{comp}^2)]$$

Questa competizione intraspecifica crea selezione disruptiva: fenotipi agli estremi della distribuzione (che competono meno con la media) sono favoriti, mentre fenotipi intermedi subiscono competizione intensa.

Per bilanciare la selezione disruptiva e prevenire il collasso in fenotipi discreti, consideriamo anche selezione stabilizzante verso un optimum ecologico θ:

$$W(z, p) = r \cdot \exp[-(z - \theta)^2/(2\sigma_sel^2)] \cdot [1 - \int \alpha(z, z') \cdot p(z') \, dz']$$

Il termine esponenziale crea selezione stabilizzante, favorendo $z \approx \theta$.

L'interazione tra selezione stabilizzante (che favorisce un singolo optimum) e competizione disruptiva (che favorisce diversificazione) determina se la popolazione rimane unimodale o evolve in una distribuzione bimodale (precursore della speciazione).

25.3.2 Analisi di Stabilità della Distribuzione Unimodale

Consideriamo una distribuzione iniziale gaussiana centrata sull'optimum:

$$p(z, t=0) = (1/\sqrt{(2\pi \, \sigma_0^2)}) \cdot \exp[-(z - \theta)^2/(2\sigma_0^2)]$$

All'equilibrio ecologico (assumendo dinamica rapida rispetto all'evoluzione), la distribuzione mantiene forma gaussiana con varianza che equilibra mutazione e selezione:

$$p_eq(z) = (N_eq/\sqrt{(2\pi \, \sigma_eq^2)}) \cdot \exp[-(z - \theta)^2/(2\sigma_eq^2)]$$

dove σ_eq^2 e N_eq (densità totale) sono determinati dal bilancio tra processi.

Per determinare se questa distribuzione unimodale è stabile, introduciamo una piccola perturbazione bimodale:

$$p(z, t) = p_eq(z) \cdot [1 + \varepsilon \cdot \cos(k \cdot (z - \theta))]$$

dove $\varepsilon \ll 1$ e k è il numero d'onda della perturbazione. Il modo $k = \pi/\sigma_eq$ corrisponde a una separazione in due picchi.

Sostituendo nell'equazione di evoluzione e linearizzando in ε, otteniamo un'equazione per la crescita/decadimento di ε:

$$d\varepsilon/dt = \lambda(k) \cdot \varepsilon$$

Se $\lambda(k) > 0$ per qualche k, la perturbazione cresce e la distribuzione unimodale è instabile. Il calcolo esplicito di $\lambda(k)$ richiede integrali sulla distribuzione gaussiana e sulla funzione di competizione.

Il risultato chiave è che esiste un parametro critico di competizione α_crit tale che:

- Se $\alpha_max < \alpha_crit$, la distribuzione unimodale è stabile
- Se $\alpha_max > \alpha_crit$, la distribuzione diventa instabile e evolve verso bimodalità

Il valore critico dipende dal rapporto σ_comp/σ_sel: competizione su scala fine (σ_comp piccolo) favorisce diversificazione; selezione stabilizzante forte (σ_sel piccolo) la previene.

25.3.3 Accoppiamento Assortativo e Consolidamento della Speciazione

La bimodalità ecologica non è sufficiente per speciazione completa; è necessario che emerga isolamento riproduttivo. Questo può accadere se l'accoppiamento è assortativo: individui simili tendono ad accoppiarsi preferenzialmente.

Introduciamo un tratto di preferenza: individui con tratto ecologico z preferiscono accoppiarsi con altri individui con tratto simile. La probabilità di accoppiamento tra un individuo con tratto z e uno con tratto z' è:

$$P_mate(z, z') = P_0 \cdot \exp[-(z - z')^2/(2\sigma_mate^2)]$$

dove σ_mate controlla la selettività dell'accoppiamento. σ_mate piccolo implica forte assortività; σ_mate grande implica accoppiamento casuale.

L'accoppiamento assortativo riduce il flusso genico tra fenotipi divergenti, permettendo l'accumulo di differenze genetiche. La dinamica della distribuzione fenotipica diventa:

$$\partial p/\partial t = D_eff(\sigma_mate) \cdot \partial^2 p/\partial z^2 + p \cdot W(z, p) - \text{mortalità}$$

dove D_eff diminuisce all'aumentare dell'assortività (accoppiamento assortativo riduce la diffusione fenotipica effettiva).

L'evoluzione dell'assortività stessa può essere incorporata come tratto aggiuntivo. Se l'assortività ha costi (riduce il numero di partner disponibili), ma benefici (evita produzione di progenie mal-adattata in regioni intermedie dello spazio fenotipico), allora può evolvere sotto certe condizioni, un processo chiamato "reinforcement" della speciazione.

Il modello completo richiede l'accoppiamento di equazioni per la distribuzione nello spazio bidimensionale (tratto ecologico z, tratto di preferenza σ_mate). L'analisi diventa complessa, ma simulazioni numeriche dimostrano che, partendo da accoppiamento casuale, l'evoluzione può produrre spontaneamente assortività crescente che facilita il completamento della speciazione.

Sezione 25.4: Dinamica Filogenetica e Macroevoluzione

25.4.1 Modelli Stocastici di Speciazione ed Estinzione: Processi di Nascita-Morte su Alberi Filogenetici

La diversità delle specie sulla Terra è il risultato di un bilancio dinamico tra speciazione (nascita di nuove linee evolutive) ed estinzione (morte di linee). La teoria matematica di questi processi, sviluppata inizialmente da Yule (1925) e Kendall (1948), tratta la filogenesi come un processo stocastico di nascita-morte in tempo continuo.

Consideriamo un albero filogenetico con $N(t)$ linee viventi al tempo t. Ciascuna linea può, in un intervallo di tempo infinitesimo dt:

- Speciarsi (produrre una nuova linea) con probabilità $\lambda \cdot dt$
- Estinguersi con probabilità $\mu \cdot dt$

dove λ è il tasso di speciazione e μ il tasso di estinzione.

La probabilità $P_N(t)$ di avere esattamente N linee al tempo t soddisfa l'equazione maestra:

$$dP_N/dt = \lambda \cdot (N-1) \cdot P_{N-1}(t) + \mu \cdot (N+1) \cdot P_{N+1}(t) - (\lambda + \mu) \cdot N \cdot P_N(t)$$

Il primo termine rappresenta transizioni $N-1 \rightarrow N$ (speciazione in una linea esistente), il secondo $N+1 \rightarrow N$ (estinzione di una linea), il terzo perdita di probabilità da N verso altri stati.

Il valore atteso del numero di linee evolve secondo:

$$d\langle N\rangle/dt = (\lambda - \mu) \cdot \langle N\rangle$$

La soluzione è crescita/decrescita esponenziale:

$$\langle N(t)\rangle = N_0 \cdot \exp[(\lambda - \mu) \cdot t]$$

Se $\lambda > \mu$, la diversità cresce esponenzialmente; se $\lambda < \mu$, tende all'estinzione.

La varianza cresce secondo:

$$d\ Var[N]/dt = (\lambda + \mu) \cdot \langle N\rangle + 2(\lambda - \mu) \cdot Var[N]$$

All'equilibrio statistico (se $\lambda < \mu$, condizionato alla non-estinzione), la distribuzione di N converge a una distribuzione stazionaria che dipende da λ/μ.

25.4.2 Funzione Generatrice e Probabilità di Estinzione della Clade

Un approccio potente per analizzare processi di nascita-morte è la funzione generatrice:

$$G(s, t) = \sum_{N=0}^{\infty} P_N(t) \cdot s^N$$

Derivando rispetto al tempo e usando l'equazione maestra:

$$\partial G/\partial t = \sum_N [\lambda(N-1)\ P_{N-1} + \mu(N+1)\ P_{N+1} - (\lambda+\mu)N\ P_N] \cdot s^N$$

Dopo manipolazioni algebriche (cambio di indici nelle somme), si ottiene un'equazione differenziale parziale per G:

$$\partial G/\partial t = (\lambda \cdot s^2 - (\lambda + \mu) \cdot s + \mu) \cdot \partial G/\partial s$$

Questa equazione può essere risolta mediante il metodo delle caratteristiche. La soluzione per il caso puro di nascita ($\mu = 0$) partendo da $N_0 = 1$ è:

$$G(s, t) = s / [1 - s \cdot (1 - \exp(-\lambda \cdot t))]$$

Espandendo in serie:

$$G(s, t) = \sum_{N=1}^{\infty} (1 - \exp(-\lambda \cdot t))^{N-1} \cdot \exp(-\lambda \cdot t) \cdot s^N$$

da cui:

$$P_N(t) = (1 - \exp(-\lambda \cdot t))^{N-1} \cdot \exp(-\lambda \cdot t)$$

Questa è una distribuzione geometrica: la probabilità di avere N linee discendenti decresce esponenzialmente con N.

Per il processo completo nascita-morte ($\mu > 0$), la probabilità di estinzione finale (che tutte le linee discendano dall'antenato iniziale si estinguano eventualmente) è:

$$P_{ext} = \mu/\lambda \quad \text{se } \lambda > \mu$$

$$P_{ext} = 1 \quad \text{se } \lambda \leq \mu$$

Questo risultato fondamentale implica che anche quando $\lambda > \mu$ (diversità attesa in crescita), esiste sempre una probabilità positiva μ/λ che la clade si estingua per fluttuazioni stocastiche.

25.4.3 Tempo di Attesa tra Speciazioni: Distribuzione degli Intervalli

Il tempo di attesa τ fino alla prossima speciazione in un albero con N linee segue una distribuzione esponenziale:

$$P(\tau) = \lambda \cdot N \cdot \exp(-\lambda \cdot N \cdot \tau)$$

Il tempo medio è:

$$\langle\tau\rangle = 1/(\lambda \cdot N)$$

Quindi il tasso complessivo di speciazione scala linearmente con il numero di linee - un'assunzione chiave dei modelli di nascita-morte puri.

Tuttavia, filogenesi reali spesso mostrano deviazioni da questo comportamento, indicando dipendenza dalla diversità. Modelli più complessi includono:

Modello dipendente dalla diversità:

$\lambda(N) = \lambda_0 \cdot [1 - N/K]$

dove K è una "capacità portante" filogenetica. La diversità non cresce indefinitamente ma satura verso K.

Modello con tassi variabili tra linee:

Diverse linee hanno tassi di speciazione diversi, riflettendo differenze nei tratti evolutivi (innovazioni chiave che promuovono diversificazione). Se λ_i è il tasso della linea i, il tasso complessivo è $\sum_i \lambda_i$, che non scala necessariamente linearmente con N.

25.4.4 Stima dei Tassi da Filogenesi Osservate: Il Problema dei Lineages-Through-Time

Data una filogenesi molecolare ricostruita (albero datato con tempi di divergenza stimati), possiamo stimare λ e μ? Il problema è che osserviamo solo le linee che sono sopravvissute fino al presente - le linee estinte non lasciano discendenti e sono invisibili nella filogenesi.

Il grafico lineages-through-time (LTT) mostra il numero di linee N(t) funzione del tempo retrogrado dal presente. Per un processo di nascita puro ($\mu = 0$), l'LTT atteso su scala logaritmica è:

$\ln \langle N(t) \rangle = \ln N_0 + \lambda \cdot t$

una retta con pendenza λ. Stimare λ è quindi semplice: regressione lineare di ln N(t) vs t.

Ma in presenza di estinzione ($\mu > 0$), la situazione è più complessa. L'LTT condizionato alla sopravvivenza mostra inizialmente crescita più lenta, con curvatura. Nardi, Mooers e Schluter svilupparono metodi di massima verosimiglianza per stimare λ e μ simultaneamente da LTT, ma la stima di μ è intrinsecamente difficile: molte combinazioni di (λ, μ) possono produrre alberi simili.

Un risultato profondo è che, condizionato al numero finale di specie N_{final}, il tasso netto $r = \lambda - \mu$ è stimabile, ma λ e μ individualmente non lo sono senza informazioni aggiuntive (come distribuzione di tratti o evidenza fossile di estinzioni).

Sezione 25.5: Tratti Quantitativi e Selezione Multivariata

25.5.1 Equazione di Lande per l'Evoluzione di Vettori di Tratti

Nella realtà, gli organismi sono caratterizzati non da un singolo tratto ma da vettori multidimensionali di tratti fenotipici: dimensione corporea, lunghezza degli arti, dimensione del cervello, tolleranza termica, ecc. Questi tratti sono spesso correlati geneticamente (pleiotropia, linkage) e soggetti a selezione correlata.

Russell Lande generalizzò l'equazione del gradiente adattativo al caso multivariato. Sia $\mathbf{z} = (z_1, z_2, ..., z_n)^T$ il vettore dei tratti medi, e $\mathbf{G}$ la matrice di covarianza genetica additiva (matrice $n \times n$ dove G_{ij} rappresenta la covarianza genetica tra tratti i e j).

L'equazione di Lande è:

$d\mathbf{z}/dt = \mathbf{G} \cdot \nabla_\mathbf{z} W$

dove $\bar{W}$ è il fitness medio della popolazione e $\nabla_{\mathbf{z}} \bar{W}$ è il vettore gradiente del fitness rispetto ai tratti.

In componenti:

$$dz_i/dt = \sum_j G_{ij} \cdot \partial \bar{W}/\partial z_j$$

La velocità evolutiva del tratto i dipende non solo dalla selezione diretta su i ($\partial \bar{W}/\partial z_i$) ma anche dalla selezione su altri tratti j correlati geneticamente (tramite G_{ij}).

25.5.2 Vincoli Genetici e Linee di Minima Resistenza Evolutiva

La matrice **G** determina i vincoli evolutivi. Se **G** ha autovalori molto diversi, la variazione genetica non è isotropica nello spazio dei tratti: esiste più variazione in certe direzioni (autovettori corrispondenti ad autovalori grandi) che in altre.

Sia $\mathbf{e}_{max}$ l'autovettore corrispondente all'autovalore massimo λ_{max} di **G**. Questa direzione è chiamata "linea di minima resistenza genetica" (genetic line of least resistance, gLLR). L'evoluzione procede più rapidamente lungo gLLR anche se la selezione ottimale punterebbe in una direzione diversa.

Per vedere questo, decomponiamo il gradiente selettivo:

$$\nabla_{\mathbf{z}} \bar{W} = \alpha \cdot \mathbf{e}_{max} + \text{componenti ortogonali}$$

La risposta evolutiva è:

$$d\mathbf{z}/dt = \mathbf{G} \cdot [\alpha \cdot \mathbf{e}_{max} + ...] = \alpha \cdot \lambda_{max} \cdot \mathbf{e}_{max} + \text{contributi minori}$$

Il movimento lungo $\mathbf{e}_{max}$ è amplificato da λ_{max}.

Se la selezione favorisce movimento in una direzione con bassa varianza genetica, l'evoluzione è rallentata. Questo crea "costrizioni evolutive": l'incapacità della popolazione di evolversi verso l'optimum selettivo a causa della struttura genetica.

25.5.3 Superficie Adattativa e Paesaggio di Fitness Multidimensionale

In spazio multidimensionale dei tratti, il fitness $\bar{W}(\mathbf{z})$ definisce una superficie (o ipersuperficie per $n > 2$). I picchi di questa superficie sono optima locali; le valli sono regioni di basso fitness.

La dinamica evolutiva secondo Lande è un moto ascensionale lungo il gradiente, modificato dalla matrice **G**. Traiettorie evolutive non seguono le linee di massima pendenza della superficie (come farebbe gradient ascent puro) ma sono deflesse dai vincoli genetici.

Un optimum $\mathbf{z}_{opt}$ è un punto stazionario dove $\nabla \bar{W} = \mathbf{0}$. La stabilità di $\mathbf{z}_{opt}$ richiede che la matrice hessiana del fitness:

$$\mathbf{H} = [\partial^2 \bar{W}/\partial z_i \, \partial z_j]$$

sia definita negativa (tutti autovalori negativi). Un optimum locale con **H** indefinita è un punto di sella instabile.

La convergenza verso **z**_opt dipende dall'allineamento tra **G** e **H**. Se le direzioni di massima varianza genetica (**G** grandi autovalori) coincidono con direzioni di forte curvatura negativa del fitness (**H** autovalori negativi grandi in valore assoluto), la convergenza è rapida. Se sono disallineate, la convergenza è lenta o la popolazione può rimanere intrappolata lontana dall'optimum.

25.5.4 Stasi Evolutiva e Architettura Genetica

Un puzzle empirico importante è la stasi: molte specie mostrano cambiamento fenotipico trascurabile su scale di tempo geologiche, nonostante ambienti variabili che presumibilmente spostano gli optima adattativi.

Un'ipotesi è che **G** evolva per allinearsi con la direzione della selezione, creando canalizzazione evolutiva. Se la selezione è stata storicamente costante in direzione (ad esempio, sempre favorendo individui più grandi), la varianza genetica si concentra lungo questa direzione. Successivi cambiamenti ambientali che richiedono evoluzione in direzioni ortogonali trovano poca varianza disponibile, causando stasi.

Un modello matematico considera l'evoluzione accoppiata di **z** e **G**:

d**z**/dt = **G** · $\nabla \bar{W}$

d**G**/dt = mutazione + selezione - ricombinazione

L'equazione per d**G**/dt è complessa e deriva dalla genetica quantitativa teorica. All'equilibrio, **G** raggiunge una forma che bilancia input mutazionale e deplezione di varianza da selezione.

Se la selezione direzionale è stata consistente, **G** diventa anisotropica con varianza concentrata parallela alla selezione storica. Questo può spiegare sia rapida evoluzione quando ambienti cambiano lungo direzioni "permesse", sia stasi quando richiedono movimento lungo direzioni "proibite".

Sezione 25.6: Feedbacks Eco-Evolutivi e Accoppiamento di Scale Temporali

25.6.1 Il Paradosso delle Scale Temporali: Quando l'Evoluzione è Rapida quanto l'Ecologia

La sintesi moderna della biologia evoluzionistica del ventesimo secolo si basava su una separazione netta delle scale temporali: i processi ecologici (dinamica di popolazioni, interazioni tra specie) operano su scale di anni o decenni, mentre i processi evolutivi (cambiamenti nelle frequenze alleliche, evoluzione fenotipica) richiedono centinaia di generazioni, quindi secoli o millenni. Questa separazione permetteva di trattare i due domini separatamente: gli ecologi potevano ignorare l'evoluzione assumendo parametri fenotipici fissi, mentre gli evoluzionisti potevano ignorare la dinamica ecologica assumendo ambienti costanti o lentamente variabili.

Tuttavia, questa separazione si è rivelata sempre più problematica di fronte a evidenze empiriche crescenti di evoluzione contemporanea: cambiamenti evolutivi significativi che avvengono su scale temporali ecologiche. Esempi classici includono l'evoluzione della resistenza agli antibiotici nei batteri (generazioni di minuti), l'adattamento dei fringuelli di Darwin alle fluttuazioni climatiche (generazioni di anni), e l'evoluzione di tratti di storia vitale in guppy in risposta a cambiamenti nei regimi di predazione (osservabile in pochi anni).

Quando ecologia ed evoluzione operano su scale temporali comparabili, emergono feedbacks eco-evolutivi: l'evoluzione altera i parametri ecologici (tassi di crescita, coefficienti di interazione), che a loro volta modificano le pressioni selettive, influenzando l'evoluzione futura. Questi feedbacks possono portare a dinamiche qualit

ativamente diverse da quelle previste assumendo parametri fissi.

25.6.2 Formalizzazione Matematica dei Feedbacks: Sistemi Accoppiati Veloci-Lenti

Consideriamo un sistema in cui variabili ecologiche "veloci" **x** = (x_1, ..., x_m)^T (densità di popolazioni) interagiscono con variabili evolutive "lente" **z** = (z_1, ..., z_n)^T (tratti fenotipici medi):

d**x**/dt = **f**(**x**, **z**)

ε · d**z**/dt = **g**(**x**, **z**)

dove $\varepsilon > 0$ è un piccolo parametro che quantifica la separazione di scale temporali. Per $\varepsilon \to 0$, l'evoluzione è infinitamente lenta rispetto all'ecologia; per $\varepsilon \sim 1$, le scale temporali sono comparabili.

Il caso $\varepsilon \ll 1$ permette l'analisi mediante teoria delle perturbazioni singolari. All'ordine zero, poniamo $\varepsilon = 0$ nella seconda equazione:

d**z**/dt = 0 → **z** = **z**_0 (costante)

L'ecologia evolve sulla "varietà lenta" definita dai tratti fissi **z**_0:

d**x**/dt = **f**(**x**, **z**_0)

Questa dinamica raggiunge rapidamente un equilibrio ecologico **x**_eq(**z**_0) determinato da:

f(**x**_eq, **z**_0) = **0**

L'evoluzione procede poi lentamente sulla varietà lenta, con **x** che si aggiusta quasi-istantaneamente a **x**_eq(**z**) man mano che **z** evolve:

d**z**/dt = **g**(**x**_eq(**z**), **z**)

Questa è la dinamica evolutiva ridotta (reduced evolutionary dynamics), valida quando la separazione di scale è chiara.

Ma per $\varepsilon \sim 1$ (feedbacks eco-evolutivi forti), questa approssimazione fallisce. Il sistema completo deve essere analizzato, e possono emergere fenomeni non presenti nella dinamica ridotta:

1. **Oscillazioni eco-evolutive**: Anche se l'equilibrio della dinamica ridotta è stabile, il sistema completo può oscillare se i feedbacks sono sufficientemente forti.

2. **Biforcazioni indotte dall'evoluzione**: L'evoluzione può portare il sistema attraverso punti di biforcazione ecologica, cambiando qualitativamente la dinamica (ad esempio, da equilibrio stabile a oscillazioni limite).

3. **Bistabilità eco-evolutiva**: Possono esistere multipli attrattori nel sistema accoppiato, con bacini di attrazione separati nello spazio (**x**, **z**).

25.6.3 Esempio Paradigmatico: Evoluzione della Difesa e Cicli Eco-Evolutivi

Consideriamo un sistema preda-predatore dove la preda può evolvere un tratto difensivo z. L'ecologia è descritta da:

$$dN/dt = r(z) \cdot N \cdot [1 - N/K] - a(z) \cdot N \cdot P$$

$$dP/dt = e \cdot a(z) \cdot N \cdot P - m \cdot P$$

dove r(z) diminuisce con z (costo metabolico della difesa) e a(z) diminuisce con z (efficacia della difesa nel ridurre predazione).

L'evoluzione del tratto difensivo segue:

$$dz/dt = h^2 \cdot \sigma_z^2 \cdot N \cdot [\partial r/\partial z \cdot (1 - N/K) - \partial a/\partial z \cdot P]$$

Assumiamo forme funzionali specifiche:

$$r(z) = r_0 \cdot \exp(-c_r \cdot z)$$

$$a(z) = a_0 \cdot \exp(-c_a \cdot z)$$

dove $c_r > 0$ è il costo della difesa e $c_a > 0$ la sua efficacia. I gradienti sono:

$$\partial r/\partial z = -c_r \cdot r(z)$$

$$\partial a/\partial z = -c_a \cdot a(z)$$

L'equazione evolutiva diventa:

$$dz/dt = h^2 \cdot \sigma_z^2 \cdot N \cdot [-c_r \cdot r(z) \cdot (1 - N/K) + c_a \cdot a(z) \cdot P]$$

All'equilibrio eco-evolutivo, tutte le derivate si annullano. Dall'equazione del predatore:

$$e \cdot a(z^*) \cdot N^* = m$$

$$N^* = m / [e \cdot a(z^*)]$$

Dall'equazione della preda:

$$r(z^*) \cdot [1 - N^*/K] = a(z^*) \cdot P^*$$

$$P^* = r(z^*) \cdot [1 - m/(e \cdot a(z^*) \cdot K)] / a(z^*)$$

Dall'equazione evolutiva:

$$-c_r \cdot r(z^*) \cdot (1 - N^*/K) + c_a \cdot a(z^*) \cdot P^* = 0$$

$$c_a \cdot a(z^*) \cdot P^* = c_r \cdot r(z^*) \cdot (1 - N^*/K)$$

Sostituendo $P^* = r(z^*) \cdot [1 - N^*/K] / a(z^*)$:

$$c_a \cdot a(z^*) \cdot r(z^*) \cdot [1 - N^*/K] / a(z^*) = c_r \cdot r(z^*) \cdot (1 - N^*/K)$$

$$c_a \cdot r(z^*) \cdot [1 - N^*/K] = c_r \cdot r(z^*) \cdot (1 - N^*/K)$$

$$c_a = c_r$$

Questo implica che all'equilibrio, il costo della difesa deve eguagliare la sua efficacia (in termini dei coefficienti). Se $c_a > c_r$ (difesa molto efficace rispetto al costo), la selezione favorisce sempre maggiore difesa, spingendo $z \to \infty$ (biologicamente irrealistico, suggerendo che servono vincoli aggiuntivi).

Per analizzare la stabilità, linearizziamo il sistema completo 3×3 attorno all'equilibrio. La matrice jacobiana è:

$$J = \begin{vmatrix} \partial f_N/\partial N & \partial f_N/\partial P & \partial f_N/\partial z \\ \partial f_P/\partial N & \partial f_P/\partial P & \partial f_P/\partial z \end{vmatrix}$$

$$| \partial f_z/\partial N \quad \partial f_z/\partial P \quad \partial f_z/\partial z |$$

Gli elementi sono calcolabili ma complessi. La traccia determina la somma degli autovalori, il determinante il loro prodotto. La condizione di Routh-Hurwitz per stabilità di sistemi 3×3 è:

$$Tr(J) < 0$$

$$Det(J) < 0$$

$$Tr(J) \cdot C_1 - C_2 > 0$$

dove C_1 e C_2 sono i minori della matrice.

Se queste condizioni sono violate, l'equilibrio può destabilizzarsi. Una possibilità è una biforcazione di Hopf eco-evolutiva, portando a cicli in cui densità di prede, predatori e il tratto difensivo oscillano tutti insieme. Le prede evolvono difese forti → predatori diminuiscono → pressione selettiva per difese si rilassa → le prede evolvono difese più deboli (risparmiando costi) → predatori aumentano → il ciclo si ripete.

Questi cicli eco-evolutivi sono stati osservati empiricamente in sistemi come fitoplankton-rotiferi e bacteri-fagi, dove l'evoluzione è sufficientemente rapida.

25.6.4 Criteri Quantitativi per Rilevare Feedbacks Eco-Evolutivi Significativi

Come possiamo determinare quantitativamente se i feedbacks eco-evolutivi sono importanti in un dato sistema? Ellner e collaboratori proposero un criterio basato sul confronto delle scale temporali caratteristiche.

Definiamo:

- τ_{eco}: scala temporale ecologica (tempo per raggiungere equilibrio ecologico dopo una perturbazione)
- τ_{evo}: scala temporale evolutiva (tempo per cambiamento evolutivo significativo)

Se $\tau_{evo} \gg \tau_{eco}$ (diciamo, $\tau_{evo}/\tau_{eco} > 100$), i feedbacks sono trascurabili e la separazione di scale è valida. Se $\tau_{evo} \sim \tau_{eco}$, i feedbacks sono forti.

Quantitativamente, per il sistema preda-predatore sopra:

$$\tau_{eco} \sim 1/|\mathrm{Re}(\lambda_{eco})|$$

dove λ_{eco} è l'autovalore dominante (con parte reale maggiore) della matrice jacobiana ecologica (blocco 2×2 superiore sinistro di J).

$$\tau_{evo} \sim 1/(h^2 \cdot \sigma_{z}^2 \cdot N^* \cdot |\text{gradiente selettivo}|)$$

Il rapporto τ_{evo}/τ_{eco} quantifica la separazione di scale.

Un altro criterio considera l'effetto di "spegnere" l'evoluzione sul comportamento ecologico. Definiamo:

- $\mathbf{x}_{eco}(t)$: dinamica ecologica con tratto fisso $z = z_0$
- $\mathbf{x}_{eco\text{-}evo}(t)$: dinamica ecologica con evoluzione accoppiata

La divergenza tra queste traiettorie quantifica l'impatto dei feedbacks:

$$\Delta(t) = \|\mathbf{x}_{eco\text{-}evo}(t) - \mathbf{x}_{eco}(t)\|$$

Se Δ rimane piccola per tempi ecologicamente rilevanti, i feedbacks sono trascurabili. Se Δ cresce significativamente, i feedbacks sono importanti.

Sezione 25.7: Plasticità Fenotipica e Accomodamento Genetico

25.7.1 Norme di Reazione e Spazi Fenotipici Multidimensionali

La plasticità fenotipica - la capacità di un singolo genotipo di produrre fenotipi diversi in risposta a condizioni ambientali diverse - complica la relazione tra genotipo, fenotipo e fitness. Matematicamente, invece di un fenotipo fisso z associato a un genotipo, abbiamo una norma di reazione $z(E, G)$ che mappa ambiente E e genotipo G al fenotipo prodotto.

Una rappresentazione semplificata per un tratto plastico è:

$$z(E, G) = z_0(G) + \beta(G) \cdot [E - E_0]$$

dove $z_0(G)$ è il fenotipo nel ambiente di riferimento E_0, e $\beta(G)$ è la pendenza della norma di reazione (sensibilità ambientale). Sia z_0 che β sono determinati geneticamente e possono evolvere.

La distribuzione dei fenotipi in una popolazione in un ambiente E diventa:

$$P(z \mid E) = \int P(z \mid G, E) \cdot f(G)\, dG$$

dove $f(G)$ è la distribuzione dei genotipi e $P(z \mid G, E)$ è la distribuzione dei fenotipi prodotti dal genotipo G nell'ambiente E (che può avere varianza dovuta a rumore dello sviluppo).

Se $\beta(G)$ varia nella popolazione, la varianza fenotipica totale ha componenti:

$$\mathrm{Var}[z] = \mathrm{Var}[z_0] + (E - E_0)^2 \cdot \mathrm{Var}[\beta] + 2(E - E_0) \cdot \mathrm{Cov}[z_0, \beta]$$

La varianza fenotipica dipende dall'ambiente! In ambienti estremi ($|E - E_0|$ grande), la varianza può essere dominata da $\mathrm{Var}[\beta]$ piuttosto che $\mathrm{Var}[z_0]$.

25.7.2 Evoluzione della Plasticità: Quando la Plasticità è Adattativa?

La plasticità evolve quando gli ambienti variano nello spazio o nel tempo in modo che fenotipi diversi sono ottimali in ambienti diversi. Consideriamo il fitness di un genotipo caratterizzato da (z_0, β) in un ambiente variabile con distribuzione $p(E)$:

$$\bar{W}(z_0, \beta) = \int W(z(E), E) \cdot p(E)\, dE$$

$$= \int W(z_0 + \beta \cdot (E - E_0), E) \cdot p(E)\, dE$$

Il fitness medio è una media pesata sui diversi ambienti. La selezione favorisce plasticità ($\beta > 0$) se:

$$\partial \bar{W}/\partial \beta > 0$$

Differenziando sotto il segno di integrale:

$$\partial \bar{W}/\partial \beta = \int [\partial W/\partial z \cdot (E - E_0)] \cdot p(E)\, dE$$

Usando $\partial W/\partial z$ come funzione di E, possiamo riscrivere:

$$\partial \bar{W}/\partial \beta = \mathrm{Cov}[\partial W/\partial z, E - E_0]$$

dove la covarianza è calcolata rispetto alla distribuzione $p(E)$.

La plasticità è favorita se esiste una covarianza positiva tra il gradiente selettivo e l'ambiente: quando E aumenta, il fitness migliora aumentando z. Questo è precisamente il caso in cui ambienti diversi favoriscono fenotipi diversi.

Se invece la selezione è costante attraverso ambienti ($\partial W/\partial z$ non dipende da E), allora $\mathrm{Cov}[\partial W/\partial z, E] = 0$ e non c'è selezione per plasticità. Un fenotipo ottimale fisso è sufficiente.

25.7.3 Costi della Plasticità e Limiti Evolutivi

La plasticità non è gratuita. I costi possono includere:

1. **Costi di mantenimento**: Mantenere la macchineria sensoriale e di sviluppo necessaria per percepire l'ambiente e produrre fenotipi diversi.

2. **Costi di produzione**: Energia/risorse necessarie per modificare il fenotipo.

3. **Ritardi di sviluppo**: Il tempo necessario per rispondere all'ambiente può ridurre il fitness se l'ambiente cambia rapidamente.

4. **Informazione imperfetta**: Se l'organismo percepisce l'ambiente con errore, può produrre un fenotipo mal-adattato.

Incorporiamo un costo di plasticità $c(\beta)$ che aumenta con β (plasticità maggiore è più costosa):

$$W(z_0, \beta) = \int W(z_0 + \beta \cdot (E - E_0), E) \cdot p(E)\, dE - c(\beta)$$

La plasticità ottimale β^* soddisfa:

$$\partial W/\partial \beta = \text{Cov}[\partial W/\partial z, E - E_0] - dc/d\beta = 0$$

β^* tale che: $dc/d\beta|_{\{\beta^*\}} = \text{Cov}[\partial W/\partial z, E - E_0]$

Il livello di plasticità evolve fino a quando il beneficio marginale (covarianza) eguaglia il costo marginale.

Se i costi sono quadratici $c(\beta) = c_0 + c_1 \cdot \beta^2/2$, allora:

$$dc/d\beta = c_1 \cdot \beta$$

$$\beta^* = \text{Cov}[\partial W/\partial z, E - E_0] / c_1$$

La plasticità ottimale è proporzionale al beneficio e inversamente proporzionale al costo.

25.7.4 Accomodamento Genetico (Genetic Accommodation) e Assimilazione Genetica

Un fenomeno affascinante è l'accomodamento genetico: quando una popolazione plastica è esposta a un nuovo ambiente per molte generazioni, la risposta plastica può gradualmente essere "cablata" geneticamente, riducendo la dipendenza dalla plasticità. Questo processo, proposto da Conrad Waddington come "assimilazione genetica", ha una base matematica nella selezione di modificatori che riducono la varianza fenotipica.

Supponiamo che in un nuovo ambiente E_{new}, il fenotipo plastico prodotto è:

$$z_{plastic} = z_0 + \beta \cdot (E_{new} - E_0)$$

Inizialmente, la popolazione raggiunge questo fenotipo via plasticità. Ma se emergono mutazioni che aumentano z_0 (spostando il fenotipo basale verso quello plastico), la dipendenza da β diminuisce.

La selezione favorisce mutazioni in z_0 che riducono la discrepanza $|z_0 - z_{plastic}|$, poiché ridurre questa discrepanza può:

1. Ridurre i costi di plasticità (meno necessità di risposta plastica)
2. Ridurre la varianza fenotipica dovuta a errori nella percezione ambientale
3. Accelerare il tempo di risposta (il fenotipo è "pre-programmato")

Dopo molte generazioni in E_{new}, z_0 evolve verso $z_{plastic}$ originale, e la popolazione diventa costitutivamente adattata al nuovo ambiente senza bisogno di plasticità.

Matematicamente, questo può essere modellato come dinamica accoppiata di z_0 e β:

$$dz_0/dt = h^2 \cdot \sigma_{z_0}^2 \cdot \partial W/\partial z_0$$

$$d\beta/dt = h^2 \cdot \sigma_\beta^2 \cdot \partial W/\partial \beta$$

Se l'ambiente si stabilizza a E_new, il fitness diventa:

$$W = W(z_0 + \beta \cdot (E_{new} - E_0), E_{new}) - c(\beta)$$

Ottimizzando, troviamo che all'equilibrio evolutivo:

$$z_0^* + \beta^* \cdot (E_{new} - E_0) = z_{opt}(E_{new})$$

$$dc/d\beta|_{\beta^*} = 0 \quad \text{(se non ci sono vincoli)}$$

La seconda condizione implica $\beta^* \to 0$ se c(β) ha un minimo a $\beta = 0$. La prima condizione allora richiede $z_0^* = z_{opt}(E_{new})$. La popolazione evolve costitutivamente il fenotipo ottimale per il nuovo ambiente, perdendo la plasticità.

Sezione 25.8: Reti di Regolazione Genica e Architettura dello Sviluppo

25.8.1 Modelli Matematici di Reti di Regolazione Genica

La connessione tra genotipo e fenotipo è mediata da complesse reti di regolazione genica. Geni codificano fattori di trascrizione che regolano l'espressione di altri geni, creando circuiti di feedback che determinano i pattern di espressione genica e, ultimamente, il fenotipo.

Una rete di regolazione genica con n geni può essere modellata da un sistema di equazioni differenziali ordinarie:

$$dx_i/dt = f_i(x_1, ..., x_n, \theta) - \delta_i \cdot x_i$$

dove x_i è il livello di espressione (concentrazione di mRNA o proteina) del gene i, f_i descrive la sintesi (che dipende dai livelli degli altri geni), δ_i è il tasso di degradazione, e $\boldsymbol{\theta}$ è un vettore di parametri genetici (tassi di trascrizione, costanti di binding, ecc.) che sono evolvibili.

Una forma comune per f_i è la funzione di Hill:

$$f_i(\mathbf{x}) = \sum_j w_{ij} \cdot S(x_j; K_{ij}, n_{ij})$$

dove w_ij è il peso dell'interazione (positivo per attivazione, negativo per repressione), e S è la funzione sigmoidale di Hill:

S(x; K, n) = x^n / (K^n + x^n) (attivazione)

oppure

S(x; K, n) = K^n / (K^n + x^n) (repressione)

K è la costante di dissociazione e n il coefficiente di Hill (cooperatività).

25.8.2 Attrattori nella Dinamica delle Reti Geniche come Stati Cellulari

Gli stati stazionari **x*** del sistema di regolazione genica, definiti da:

f_i(**x***) = δ_i · x_i* per ogni i

rappresentano possibili stati cellulari (tipi cellulari, fasi dello sviluppo). Reti complesse possono avere multipli attrattori stabili, corrispondenti a fenotipi alternativi accessibili dallo stesso genotipo.

La stabilità di un attrattore **x*** è determinata dalla matrice jacobiana:

J_ij = ∂/∂x_j [f_i(**x**) - δ_i · x_i]

valutata in **x***. L'attrattore è stabile se tutti gli autovalori di J hanno parte reale negativa.

Per una semplice rete di due geni con mutua repressione (switch genetico bistabile):

dx_1/dt = α_1 / (1 + (x_2/K_2)^n) - δ_1 · x_1

dx_2/dt = α_2 / (1 + (x_1/K_1)^n) - δ_2 · x_2

Questa rete può avere tre equilibri: uno simmetrico instabile (x_1 ≈ x_2) e due asimmetrici stabili (x_1 ≫ x_2 oppure x_2 ≫ x_1), rappresentando due fenotipi alternativi.

La scelta tra fenotipi può dipendere da fluttuazioni stocastiche (rumore nell'espressione genica) o da segnali ambientali esterni che perturbano transitoriamente il sistema, spingendolo nel bacino di attrazione di un attrattore piuttosto che l'altro.

25.8.3 Robustezza e Canalizzazione: Buffering Fenotipico contro Perturbazioni

Un aspetto notevole delle reti di regolazione genica è la robustezza: la capacità di mantenere un fenotipo stabile nonostante perturbazioni genetiche (mutazioni) o ambientali (variazioni di temperatura, nutrienti).

Matematicamente, la robustezza può essere quantificata mediante la sensibilità del fenotipo finale $\mathbf{x}^*$ ai parametri della rete $\boldsymbol{\theta}$:

Sensibilità = $\|\partial \mathbf{x}^* / \partial \boldsymbol{\theta}\|$

Reti con bassa sensibilità sono robuste: piccoli cambiamenti nei parametri genetici producono piccoli cambiamenti nel fenotipo.

Meccanismi che conferiscono robustezza includono:

1. **Feedback negativi**: Circuiti che auto-regolano i livelli di espressione. Se x_i aumenta troppo, attiva repressori che riducono la sintesi di x_i.

2. **Ridondanza**: Multipli geni che svolgono funzioni simili (paraloghi) possono compensare per la perdita di uno.

3. **Buffering molecolare**: Proteine chaperone (come Hsp90) che "proteggono" fenotipi contro effetti deleteri di mutazioni.

La teoria evolutiva prevede che la robustezza stessa può evolvere. In ambienti stabili, la selezione favorisce reti robuste che producono consistentemente il fenotipo ottimale. Ma la robustezza ha un costo: riduce la variazione fenotipica accessibile all'esplorazione evolutiva in ambienti nuovi.

25.8.4 Moduli Sviluppali e Evoluzione Modulare

Le reti di regolazione genica non sono completamente connesse ma esibiscono modularità: cluster di geni densamente interconnessi all'interno ma debolmente connessi tra cluster. Questi moduli sviluppali corrispondono a "pezzi" relativamente indipendenti del fenotipo (ad esempio, il modulo per lo sviluppo degli arti, distinto dal modulo per lo sviluppo del cuore).

La modularità facilita l'evolvibilità: mutazioni che modificano un modulo possono alterare una parte del fenotipo senza effetti pleiotropici deleteri su altre parti. Questo riduce i vincoli evolutivi e permette ottimizzazione indipendente di sotto-fenotipi.

Matematicamente, una rete modulare ha una matrice di adiacenza (interazioni geniche) con struttura block-diagonale approssimativa:

$$W = \begin{pmatrix} W_1 & 0 & 0 \\ 0 & W_2 & 0 \\ 0 & 0 & W_3 \end{pmatrix}$$

dove W_k è la matrice di interazioni all'interno del modulo k, e gli zeri off-block rappresentano assenza di interazioni tra moduli (approssimazione; tipicamente ci sono poche connessioni inter-modulo).

L'evoluzione della modularità stessa è un'area di ricerca attiva. Modelli suggeriscono che la modularità emerge quando ambienti sono modulari: diversi sotto-problemi adattativi (trovare cibo vs evitare

predatori vs regolare temperatura) esercitano pressioni selettive su sotto-sistemi diversi, favorendo reti con moduli corrispondenti.

Sezione 25.9: Questioni Epistemologiche nella Modellizzazione Eco-Evolutiva

25.9.1 Il Problema della Riduzione: Può la Biologia Evolutiva Essere Completamente Matematizzata?

La matematizzazione della biologia evolutiva solleva questioni epistemologiche profonde che vanno al cuore del rapporto tra matematica e realtà biologica. A differenza della fisica, dove le leggi matematiche sembrano descrivere regolarità universali e invarianti (la legge di gravitazione universale, le equazioni di Maxwell), l'evoluzione biologica è intrinsecamente contingente, dipendente dalla storia, e caratterizzata da una straordinaria eterogeneità che sembra resistere alla cattura in schemi matematici universali.

Ernest Mayr, uno dei principali architetti della sintesi moderna, sosteneva che la biologia è fondamentalmente diversa dalla fisica perché tratta con popolazioni di individui unici, piuttosto che con particelle identiche. Ogni organismo ha una storia evolutiva particolare, un genotipo unico (eccetto cloni), e interagisce con un ambiente locale che differisce da quello di altri individui. Come può un framework matematico, che per sua natura cerca regolarità e generalizzazioni, catturare questa particolarità?

La risposta della biologia matematica è duplice. Primo, riconosce che i modelli matematici non catturano ogni dettaglio della realtà biologica - né potrebbero, né dovrebbero cercare di farlo. Un modello che incorporasse ogni variabile biologicamente rilevante sarebbe tanto complesso quanto il sistema stesso e quindi inutile per comprensione o previsione. Come affermò il statistico George Box nella sua massima celebre, "tutti i modelli sono sbagliati, ma alcuni sono utili". La questione non è se un modello è "vero" in senso assoluto, ma se cattura meccanismi essenziali sufficienti per gli scopi dell'indagine.

Secondo, la matematica eco-evolutiva non cerca tipicamente leggi universali analoghe a quelle della fisica, ma piuttosto identifica principi generali che operano attraverso sistemi diversi, pur riconoscendo che i dettagli variano. Ad esempio, l'equazione di Lande per l'evoluzione di tratti quantitativi non pretende di predire esattamente come una particolare popolazione evolverà, ma fornisce un framework per comprendere come selezione, variazione genetica e correlazioni tra tratti interagiscano per determinare traiettorie evolutive. I parametri specifici (matrice G, gradiente selettivo) variano tra sistemi, ma la struttura matematica del processo è generale.

25.9.2 Prevedibilità dell'Evoluzione: Determinismo, Stocasticità e Contingenza

Un dibattito centrale riguarda la prevedibilità dell'evoluzione. Se potessimo "riavvolgere il nastro della vita" (metafora di Stephen Jay Gould) e far ripartire l'evoluzione dalle stesse condizioni iniziali, otterremmo gli stessi risultati? O l'evoluzione è così contingente - dipendente da eventi casuali, mutazioni specifiche, catastrofi ambientali imprevedibili - che la replica darebbe esiti radicalmente diversi?

La posizione di Gould enfatizzava la contingenza: l'estinzione dei dinosauri dovuta a un impatto di asteroide permise l'ascesa dei mammiferi; se l'asteroide avesse mancato la Terra, la vita moderna sarebbe completamente diversa. L'evoluzione è "history-dependent" in modo fondamentale.

La posizione opposta, sostenuta da Simon Conway Morris e altri, enfatizza la convergenza evolutiva: gli stessi problemi adattativi tendono a essere risolti in modi simili da linee evolutive indipendenti (occhi a camera evoluti indipendentemente in vertebrati e cefalopodi; volo evoluto indipendentemente in insetti, pterosauri, uccelli, pipistrelli). Questo suggerisce che certi esiti evolutivi sono "attrattori" nel paesaggio delle possibilità, verso cui l'evoluzione tende a convergere.

Dal punto di vista matematico, possiamo formalizzare questa tensione tra contingenza e convergenza. Consideriamo il paesaggio adattativo W(**z**) come una funzione del fenotipo multidimensionale **z**. Se W ha un singolo picco globale netto e ben separato (un singolo optimum chiaramente superiore a tutte le alternative), allora l'evoluzione da condizioni iniziali diverse tende a convergere verso questo optimum - convergenza evolutiva. Il processo è relativamente prevedibile.

Ma se W ha multipli picchi di altezza simile (multipli optima locali), allora quale picco una popolazione raggiunge dipende dalle condizioni iniziali e dalle fluttuazioni stocastiche durante la salita. Popolazioni che iniziano in bacini di attrazione diversi, o che sperimentano sequenze diverse di mutazioni, possono fissarsi su optima diversi. Il processo è contingente.

Matematicamente, la distinzione cruciale è tra:

Dinamica ergodica: il sistema esplora eventualmente tutto lo spazio accessibile delle possibilità e converge a una distribuzione stazionaria unica indipendente dalle condizioni iniziali.

Dinamica non-ergodica: il sistema rimane intrappolato in regioni dello spazio determinate dalle condizioni iniziali e dalla storia stocastica; multipli stati stazionari sono possibili.

L'evoluzione biologica è chiaramente non-ergodica su scale temporali finite. La rottura dell'ergodicità implica che la storia conta: l'ordine delle mutazioni, gli eventi di speciazione e estinzione, le configurazioni contingenti di ambienti, tutte influenzano il risultato finale.

Tuttavia, su certe scale e per certi tratti, possono esistere forze convergenti che riducono la contingenza. Jonathan Losos e collaboratori hanno studiato l'evoluzione dei lucertoli Anolis nelle Grandi Antille, scoprendo che su isole diverse, indipendentemente, evolvono "ecomorfi" simili (forme corporee adattate a microhabitat simili: tronco-terra, tronco-corona, twig, grass-bush). Questo suggerisce che il paesaggio adattativo per i lucertoli Anolis, determinato dalle nicchie ecologiche disponibili, ha una struttura che canalizza l'evoluzione verso soluzioni simili.

25.9.3 Il Ruolo della Matematica nella Scoperta vs. Giustificazione

Nella filosofia della scienza, si distingue tradizionalmente tra il contesto della scoperta (come le ipotesi scientifiche vengono generate) e il contesto della giustificazione (come vengono testate e validate). La matematica gioca ruoli diversi in questi contesti.

Nel contesto della scoperta, la modellizzazione matematica può:

1. **Generare intuizioni non ovvie**: L'analisi matematica può rivelare conseguenze di assunzioni che non sono intuitivamente evidenti. Ad esempio, il paradosso dell'arricchimento (Sezione 19.5) - che aumentare la capacità portante può destabilizzare un sistema preda-predatore - emerge dall'analisi matematica del modello di Rosenzweig-MacArthur ma è controintuitivo da un punto di vista ecologico naif.

2. **Identificare condizioni necessarie o sufficienti**: La matematica può dimostrare che certe condizioni sono necessarie per un fenomeno (ad esempio, per speciazione simpatrica, la selezione disruptiva deve superare una soglia critica determinata dal flusso genico), guidando la ricerca empirica verso test di queste condizioni.

3. **Unificare fenomeni apparentemente disparati**: Modelli matematici possono rivelare strutture comuni sottostanti a sistemi biologici diversi, suggerendo connessioni non precedentemente apprezzate. Ad esempio, la teoria delle biforcazioni unifica le transizioni di fase in ecosistemi, cambiamenti climatici abrupti, e collassi di popolazioni sotto un framework comune.

Nel contesto della giustificazione, la matematica fornisce:

1. **Previsioni quantitative testabili**: Modelli matematici fanno previsioni numeriche specifiche (ad esempio, il valore critico di un parametro oltre il quale avviene una transizione) che possono essere confrontate con dati empirici.

2. **Coerenza logica**: La formalizzazione matematica assicura che gli argomenti siano logicamente coerenti. Contraddizioni che potrebbero passare inosservate in argomentazioni verbali diventano evidenti quando tradotte in equazioni.

3. **Framework per inferenza statistica**: I modelli matematici forniscono null models contro cui i dati possono essere testati statisticamente.

Tuttavia, è cruciale riconoscere che la matematica da sola non può validare un modello ecologico o evolutivo. La corrispondenza tra previsioni matematiche e dati empirici è necessaria ma non sufficiente, poiché modelli diversi con assunzioni diverse possono fare previsioni simili. La validazione richiede anche:

- **Plausibilità meccanicistica**: Le assunzioni del modello devono essere biologicamente realistiche o, almeno, rappresentare approssimazioni ragionevoli.

- **Robustezza delle conclusioni**: Le conclusioni principali devono essere relativamente insensibili a dettagli del modello non direttamente testabili.

- **Potere esplicativo**: Il modello deve non solo predire ma anche spiegare perché i fenomeni osservati accadono.

25.9.4 Limiti della Rappresentazione Matematica: Qualità Emergenti e Olismo

Una critica filosofica ricorrente alla matematizzazione della biologia è che essa riduce fenomeni qualitativi ricchi a relazioni quantitative impoverite. L'esperienza vissuta di un organismo, la bellezza di una foresta, la complessità organizzata di un ecosistema - questi aspetti della natura biologica sembrano resistere alla cattura in equazioni.

Questa critica tocca il problema filosofico dell'emergenza e del riduzionismo. Fenomeni emergenti sono quelli che manifestano proprietà a livelli superiori di organizzazione che non sono (facilmente) predicibili dalle proprietà dei costituenti a livelli inferiori. La coscienza che emerge da neuroni, la solidità che emerge da atomi, la biodiversità che emerge da popolazioni - questi sono esempi classici.

La matematica dei sistemi complessi, paradossalmente, può aiutare a comprendere l'emergenza pur mantenendo un approccio formale. La teoria delle reti, la meccanica statistica, la teoria dell'informazione forniscono linguaggi matematici per descrivere come comportamenti collettivi emergano da interazioni locali.

Consideriamo la transizione di percolazione in un ecosistema frammentato (Sezione 24.1). A livello di singoli patches, le regole sono semplici: una patch è occupata o vuota con certe probabilità, patches adiacenti possono scambiare individui. Ma a livello di sistema, emerge una transizione di fase qualitativa: improvvisamente, quando la frazione di patches occupati supera una soglia critica, si forma un cluster connesso che attraversa l'intero paesaggio, trasformando la dinamica della metapopolazione. Questa transizione è una proprietà emergente non ovvia dalle regole locali, ma che la matematica della percolazione cattura e predice.

Tuttavia, resta vero che la matematica cattura strutture relazionali - pattern, correlazioni, dinamiche - piuttosto che qualità intrinseche. Un modello matematico di una foresta tropicale può predire flussi di energia, cicli di nutrienti, tassi di speciazione, ma non cattura la maestosità estetica della foresta o il valore intrinseco della vita che contiene. Questi aspetti appartengono a dimensioni dell'esperienza umana e della valutazione etica che, sebbene informate dalla scienza, non sono riducibili ad essa.

Sezione 25.10: Implicazioni Etiche e Valutative della Dinamica Eco-Evolutiva

25.10.1 Responsabilità Umana nell'Antropocene: Agenti Evolutivi Consapevoli

L'umanità è diventata la forza evolutiva dominante sul pianeta. Attraverso caccia selettiva, alterazione di habitat, introduzione di specie invasive, cambiamento climatico, e uso di pesticidi e antibiotici, stiamo modificando le pressioni selettive su innumerevoli specie e guidando cambiamenti evolutivi rapidi.

Esempi includono:

- **Evoluzione indotta dalla pesca**: La pesca selettiva di individui grandi favorisce evoluzione verso dimensioni corporee minori e maturità sessuale precoce in popolazioni ittiche, alterando la struttura demografica e potenzialmente riducendo la produttività delle popolazioni.

- **Resistenza evolutiva**: Batteri evolvono resistenza agli antibiotici, insetti ai pesticidi, erbacce agli erbicidi, tumori ai farmaci chemioterapici - tutti esempi di evoluzione rapidissima in risposta a pressioni selettive antropiche.

- **Adattamento urbano**: Specie in ambienti urbani (uccelli, roditori, insetti) evolvono tratti adattati alla vita in città: tolleranza al rumore, dieta modificata, comportamenti alterati.

Questa consapevolezza solleva questioni etiche profonde. Se siamo agenti evolutivi consapevoli, abbiamo responsabilità di gestire le forze evolutive che scateniamo? Tradizionalmente, l'etica ambientale si è concentrata sulla conservazione degli stati ecologici esistenti - preservare ecosistemi, proteggere specie. Ma se il cambiamento evolutivo è inevitabile, forse rapido, in risposta alle perturbazioni umane, come dovremmo valutare gli stati futuri alterati dall'evoluzione antropogenica?

Consideriamo il caso della resistenza agli antibiotici. Dal punto di vista medico, è chiaramente deleterio: compromette la nostra capacità di trattare infezioni. Ma dal punto di vista dei batteri, è adattamento evolutivo di successo. Non c'è un punto di vista neutro, "oggettivo" da cui valutare se questa evoluzione è "buona" o "cattiva" - dipende dai valori e interessi che adottiamo.

Una posizione è il conservazionismo evolutivo: dovremmo cercare di minimizzare le perturbazioni evolutive causate dalle attività umane, preservando i "percorsi evolutivi naturali". Questa posizione assume che esista una distinzione significativa tra evoluzione "naturale" (non influenzata dall'uomo) e "antropogenica", e che la prima abbia un valore che la seconda non ha.

Ma questa distinzione è problematica. Primo, gli umani sono parte della natura - la nostra evoluzione è "naturale" quanto quella di qualsiasi altra specie. Secondo, gli umani hanno influenzato l'evoluzione di altre specie per millenni (addomesticamento di animali e piante, alterazioni paesaggistiche da agricoltura). Dove tracciamo la linea tra evoluzione "naturale" e "artificiale"?

Una posizione alternativa è il consequenzialismo evolutivo: dovremmo valutare gli esiti evolutivi in base alle loro conseguenze per il benessere umano e non-umano. Se l'evoluzione indotta dalla pesca riduce le popolazioni ittiche a livelli che compromettono la sicurezza alimentare umana e la salute degli ecosistemi marini, questo è eticamente problematico non perché è "innaturale" ma perché causa danno. Analogamente, preservare la capacità evolutiva futura - mantenere diversità genetica, conservare habitat che permettono adattamento evolutivo - è importante per ragioni consequenzialiste: popolazioni con alta diversità genetica sono più resilienti a cambiamenti futuri.

25.10.2 Il Valore della Biodiversità: Prospettive Antropocentriche, Biocentriche, e Ecocentriche

La dinamica eco-evolutiva genera e mantiene biodiversità. Ma perché la biodiversità importa? Diverse prospettive etiche forniscono risposte diverse.

Antropocentrismo strumentale: La biodiversità ha valore perché fornisce servizi ecosistemici agli umani: cibo, medicine, regolazione climatica, impollinazione, ciclo dei nutrienti, valore estetico e ricreativo. Da questa prospettiva, preservare biodiversità è razionale auto-interesse umano a lungo termine. I modelli matematici di relazioni biodiversità-funzionalità ecosistemica (Sezione 11.1) quantificano questi benefici, fornendo argomenti economici per conservazione.

Antropocentrismo largo: La biodiversità ha valore non solo strumentale ma anche intrinseco per l'esperienza umana. La meraviglia che proviamo di fronte alla complessità della vita, l'arricchimento culturale e spirituale che deriva dall'interazione con la natura selvaggia, il valore epistemico di comprendere i sistemi viventi - questi sono valori antropocentrici ma non puramente strumentali. La matematica dell'ecologia arricchisce questa esperienza rivelandoci pattern e principi nascosti.

Biocentrismo: Ogni organismo vivente ha valore intrinseco indipendente dalla sua utilità per gli umani. Una specie ha diritto di esistere semplicemente in virtù del fatto che è viva. Da questa prospettiva, causare estinzioni è eticamente problematico anche se la specie estinta non ha valore strumentale per gli umani. La dinamica eco-evolutiva, che ha generato la stupefacente ricchezza della vita attraverso miliardi di anni, ha prodotto qualcosa di valore intrinseco che abbiamo il dovere di non distruggere.

Ecocentrismo: Il valore risiede non in organismi individuali o specie ma in ecosistemi e processi ecologici-evolutivi nel loro insieme. Aldo Leopold espresse questa visione nella sua "etica della terra": "Una cosa è giusta quando tende a preservare l'integrità, stabilità e bellezza della comunità biotica. È sbagliata quando tende diversamente". Da questa prospettiva, la dinamica eco-evolutiva stessa - il processo generativo che ha prodotto e continua a sostenere la complessità organizzata della biosfera - è ciò che ha valore primario.

La matematica eco-evolutiva può informare tutte queste prospettive etiche ma non può risolverle. Può dirci quali azioni (ridurre emissioni, proteggere habitat, gestire exploitation) avranno quali conseguenze per biodiversità, funzionalità ecosistemica, e capacità evolutiva futura. Ma quali di queste conseguenze "contano" e quanto pesano contro altri valori (benessere economico umano, libertà individuale) rimane una questione di giudizio etico che trascende la scienza.

25.10.3 Giustizia Intergenerazionale e l'Orizzonte Temporale Evolutivo

I processi evolutivi operano su scale temporali lunghe - secoli, millenni, milioni di anni. Le nostre decisioni oggi influenzeranno le traiettorie evolutive delle specie per tempi che si estendono ben oltre la durata della vita umana, oltre le nostre istituzioni sociali, forse oltre la durata della civiltà umana stessa.

Questo solleva questioni di giustizia intergenerazionale: quali obblighi abbiamo verso generazioni future? E come valutiamo costi e benefici che si manifestano su scale temporali così lunghe?

I modelli economici standard usano tassi di sconto che riducono esponenzialmente il valore di benefici futuri. Con un tasso di sconto del 3% annuo, un beneficio tra 100 anni vale solo il 5% del suo valore oggi. Tra 500 anni, vale essenzialmente zero. Questo riflette preferenza temporale (preferiamo gratificazione immediata) e costo opportunità del capitale (risorse investite oggi generano rendimenti).

Ma applicare questo approccio a questioni evolutive e ecologiche a lungo termine sembra eticamente problematico. Implica che il benessere delle persone tra 500 anni non conta praticamente nulla nelle nostre decisioni attuali. Causare l'estinzione di una specie, alterare irrevocabilmente un ecosistema, eliminare opzioni evolutive future - queste azioni hanno conseguenze permanenti che lo sconto esponenziale non cattura adeguatamente.

Filosofi come Derek Parfit hanno argomentato per tassi di sconto puri nulli: dovremmo valutare il benessere di tutte le persone ugualmente indipendentemente da quando vivono. Costi e benefici futuri

contano quanto quelli presenti. Questa posizione porta a conclusioni radicali nei modelli climatici integrati (Sezione 14.2): con tasso di sconto zero, la mitigazione ottimale del cambiamento climatico è molto più aggressiva.

Per processi evolutivi, l'orizzonte temporale solleva questioni ancora più profonde. Le generazioni future non sono solo persone che vivranno tra decenni o secoli - includono potenzialmente forme di vita che evolveranno in futuro, specie che non esistono ancora. Come possiamo tener conto dei loro interessi nelle nostre decisioni? Abbiamo obblighi di preservare la capacità della biosfera di continuare a evolvere e generare nuova diversità?

Una posizione è il principio del non-foreclosure delle opzioni future: dovremmo evitare azioni che eliminano irreversibilmente possibilità evolutive future. Causare estinzioni riduce il pool genetico disponibile per evoluzione futura. Semplificare ecosistemi riduce la complessità che può essere il substrato per radiazioni evolutive future. Da questa prospettiva, il nostro obbligo principale è preservare la capacità generativa della vita stessa.

Sezione 25.11: Sintesi Finale e Prospettive Future

25.11.1 Integrazione dei Paradigmi: Verso una Teoria Unificata Eco-Evolutiva

La separazione storica tra ecologia (studio delle interazioni tra organismi e ambiente) ed evoluzione (studio dei cambiamenti nelle popolazioni nel tempo) sta progressivamente dissolvendosi. La dinamica eco-evolutiva riconosce che questi processi sono inestricabilmente intrecciati: l'ecologia pone le pressioni selettive che guidano l'evoluzione, mentre l'evoluzione modifica i parametri ecologici che determinano dinamica e interazioni.

La sfida per il futuro è sviluppare una teoria matematica pienamente integrata che tratti ecologia ed evoluzione come aspetti di un singolo processo unificato. Questa teoria dovrebbe:

1. **Accogliere multiple scale temporali**: Da dinamiche ecologiche rapide (predazione, competizione) a evoluzione intermedia (adattamento locale) a macroevoluzione lenta (speciazione, radiazioni).

2. **Incorporare multiple scale spaziali**: Da interazioni locali tra individui a processi metapopolazionali regionali a pattern biogeografici continentali.

3. **Connettere livelli di organizzazione**: Da geni (reti di regolazione genica) a fenotipi (tratti morfologici, fisiologici, comportamentali) a popolazioni (dinamica eco-evolutiva) a comunità (reti trofiche coevolventi) a ecosistemi (cicli di energia e nutrienti con feedback evolutivi).

4. **Bilanciare meccanismo e fenomenologia**: Modelli meccanicistici dettagliati che catturano processi biologici specifici, connessi a modelli fenomenologici che catturano pattern emergenti a scale superiori.

5. **Integrare determinismo e stocasticità**: Riconoscere che processi evolutivi hanno componenti sia deterministiche (selezione direzionale su optima ben-definiti) sia stocastiche (deriva genetica, mutazioni casuali, catastrofi ambientali).

Progressi recenti in biologia computazionale, genomica, e tecnologie di tracciamento stanno fornendo dati con risoluzione senza precedenti su tutti questi livelli, creando opportunità per testare e raffinare modelli integrati.

25.11.2 Sfide Matematiche e Computazionali

Le ambizioni di una teoria eco-evolutiva integrata presentano sfide matematiche formidabili:

- **Sistemi di alta dimensionalità**: Reti ecologiche con centinaia di specie, ciascuna con multipli tratti evolutivi, generano spazi di stato di dimensionalità proibitiva per analisi analitica.

- **Non-linearità e feedback**: Le interazioni non-lineari e i feedback eco-evolutivi rendono improbabile l'esistenza di soluzioni analitiche chiuse; metodi numerici e simulazioni diventano essenziali.

- **Separazione di scale mal-definita**: Quando ecologia ed evoluzione operano su scale temporali comparabili, le tecniche di media e riduzione che assumono separazione di scale falliscono.

- **Eterogeneità e struttura spaziale**: Ambienti reali sono eterogenei; modelli spazialmente espliciti richiedono equazioni differenziali parziali stocastiche o modelli basati su agenti, molto più complessi da analizzare.

- **Dati parziali e rumore**: Le osservazioni ecologiche ed evolutive sono incomplete e rumorose; inferenza statistica robusta è cruciale ma computazionalmente intensiva.

Affrontare queste sfide richiederà sviluppo di nuovi strumenti matematici: metodi di riduzione per sistemi multi-scala, tecniche di inferenza Bayesiana per modelli complessi, algoritmi efficienti per simulazione di sistemi stocastici spazialmente estesi, e approcci di machine learning per identificare pattern in dati ad alta dimensionalità.

25.11.3 Il Ruolo della Matematica nel Navigare la Crisi dell'Antropocene

Viviamo in un'epoca di cambiamento ambientale rapido e senza precedenti. La comprensione matematica dei sistemi eco-evolutivi non è un lusso accademico ma una necessità pratica per:

1. **Prevedere risposte ecologiche ed evolutive**: Come risponderanno ecosistemi e specie al cambiamento climatico, inquinamento, perdita di habitat? Quali specie sono a rischio di estinzione? Quali possono adattarsi evolutivamente?

2. **Progettare interventi di conservazione**: Quali popolazioni dovremmo prioritizzare per conservazione? Come dovremmo disegnare riserve naturali per preservare connettività e diversità genetica? Come possiamo gestire popolazioni sfruttate in modo sostenibile?

3. **Gestire resistenza evolutiva**: Come possiamo rallentare l'evoluzione di resistenza ad antibiotici, pesticidi, erbicidi? La teoria evolutiva suggerisce strategie come rotazione di composti, miscele, dosi elevate, rifugi - approcci che possono essere ottimizzati matematicamente.

4. **Ripristinare ecosistemi degradati**: La teoria eco-evolutiva può guidare sforzi di restauro, indicando quali specie introdurre, in quale ordine, per facilitare recovery e ristabilire funzionalità.

5. **Valutare tipping points e transizioni di regime**: I modelli matematici possono identificare soglie critiche oltre le quali ecosistemi subiscono cambiamenti irreversibili, e fornire early warning signals di prossimità a queste soglie.

La matematica, da sola, non risolverà la crisi ambientale. Ma fornisce strumenti essenziali per comprendere la complessità, quantificare incertezze, e valutare opzioni. Usata saggiamente, in dialogo con

conoscenza ecologica empirica e valutazione etica, può aiutare l'umanità a navigare le sfide esistenziali dell'Antropocene.

Concludiamo questo capitolo con una riflessione sulla relazione profonda tra matematica e vita. La vita, nella sua essenza, è informazione che si auto-organizza, si auto-replica, e si auto-modifica attraverso l'evoluzione. La matematica è il linguaggio che abbiamo sviluppato per descrivere pattern, relazioni, e processi dinamici. Che questi due - vita e matematica - si incontrino così fruttuosamente non è forse sorprendente ma profondamente appropriato.

Le equazioni che abbiamo derivato, i teoremi che abbiamo dimostrato, i modelli che abbiamo costruito in questo capitolo non "catturano" la vita nel senso di ridurla o impoverirla. Piuttosto, rivelano strutture nascoste, principi unificanti, e possibilità inaspettate. La matematica arricchisce la nostra comprensione della vita mostrando connessioni tra fenomeni apparentemente disparati, predicendo comportamenti emergenti da regole semplici, e quantificando quello che potrebbe altrimenti rimanere vago.

Ma la matematica raggiunge i suoi limiti nel confronto con la particolarità concreta della vita. Ogni organismo è un'integrazione unica di storia evolutiva, vincoli fisici, contingenze storiche, e possibilità future. La maestosità di una sequoia gigante, la complessità di un cervello umano, la resilienza di un ecosistema coralline - queste realtà trascendono le equazioni pur essendo, in parte, comprensibili attraverso di esse.

L'umiltà è quindi appropriata. I nostri modelli matematici sono strumenti potenti ma limitati. Usati con saggezza - riconoscendo le loro assunzioni, testando le loro previsioni, rimanendo aperti alla revisione - possono guidarci verso comprensione più profonda e azione più efficace. Ma non dovrebbero mai sostituire l'esperienza diretta della natura, l'osservazione attenta dei fenomeni, o il rispetto per l'intrinseca complessità e valore della vita.

Nelle parole del biologo matematico Robert May: "It would be tragic if appreciation of Nature's mathematical patterns and regularities were to diminish our sense of wonder. To the contrary, such understanding should add to our wonder, revealing patterns and connections we might otherwise have missed."

Epilogo: Matematica, Ecologia e la Sfida Antropocenica

Viviamo nell'antropocene, un'epoca geologica definita dall'impatto dominante delle attività umane sui sistemi terrestri. Le sfide che confrontiamo - cambiamento climatico, perdita di biodiversità, esaurimento delle risorse, inquinamento - richiedono comprensione quantitativa dei sistemi ambientali a scale che vanno dal locale al globale, dal presente al lungo termine futuro.

La matematica dell'ambiente non è un esercizio accademico astratto ma un'urgenza pratica. Le decisioni che prendiamo oggi sulla gestione delle risorse naturali, sulla conservazione degli ecosistemi, sulla mitigazione del cambiamento climatico determineranno la traiettoria della biosfera per secoli a venire.

I modelli matematici che abbiamo esplorato in questo trattato - dalle equazioni logistiche alle reti trofiche, dai cicli biogeochimici ai modelli climatici integrati - forniscono il framework concettuale per analizzare queste decisioni. Ma la loro efficacia dipende non solo dalla sofisticazione matematica ma dalla qualità dei dati, dalla validità delle assunzioni, e dalla saggezza con cui interpretiamo e comunichiamo i risultati.

La matematica può quantificare le conseguenze delle nostre scelte, ma non può di per sé dirci quali scelte fare. Questo richiede giudizi di valore sulla giustizia intergenerazionale, sul valore intrinseco della natura, sui diritti delle specie non umane. La scienza, inclusa la matematica applicata all'ecologia, può informare questi giudizi ma non sostituirli.

La speranza è che, sviluppando una comprensione sempre più profonda e quantitativa dei sistemi naturali, e comunicando questa comprensione efficacemente ai decisori e al pubblico, possiamo navigare le sfide dell'antropocene con maggiore consapevolezza e prudenza. La matematica, in questa visione, diventa non

solo uno strumento analitico ma parte di un progetto etico più ampio: vivere in armonia sostenibile con la comunità terrestre di cui siamo parte.

PARTE IX: Apparato Critico

Riferimenti Bibliografici

I riferimenti seguenti indicano le fonti primarie dei modelli, teoremi e risultati empirici discussi nel trattato, organizzati secondo le otto parti dell'opera. La lista non è esaustiva rispetto all'immensa letteratura secondaria su ciascun argomento, ma individua i contributi fondativi e i lavori di riferimento più direttamente collegati alle derivazioni presentate.

Parte I – Fondamenti Matematici e Filosofici della Modellizzazione Ambientale

Malthus, T.R. (1798). An Essay on the Principle of Population. Londra: J. Johnson.

Verhulst, P.F. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Correspondance Mathématique et Physique.

Lotka, A.J. (1925). Elements of Physical Biology. Baltimora: Williams & Wilkins.

Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Memorie della R. Accademia Nazionale dei Lincei.

Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence. Baltimora: Williams & Wilkins.

Kuhn, T.S. (1962). The Structure of Scientific Revolutions. Chicago: University of Chicago Press.

Parte II – Dinamica delle Risorse Naturali e Modelli Bioeconomici

Gordon, H.S. (1954). The Economic Theory of a Common-Property Resource: The Fishery. Journal of Political Economy.

Schaefer, M.B. (1954). Some Aspects of the Dynamics of Populations Important to the Management of the Commercial Marine Fisheries. Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission.

Clark, C.W. (1990). Mathematical Bioeconomics: The Optimal Management of Renewable Resources. New York: Wiley.

Hardin, G. (1968). The Tragedy of the Commons. Science.

Turing, A.M. (1952). The Chemical Basis of Morphogenesis. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.

Ostrom, E. (1990). Governing the Commons: The Evolution of Institutions for Collective Action. Cambridge: Cambridge University Press.

Parte III – Metapopolazioni, Stocasticità e Dinamica dell'Estinzione

Levins, R. (1969). Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. Bulletin of the Entomological Society of America.

Hanski, I. (1999). Metapopulation Ecology. Oxford: Oxford University Press.

Moran, P.A.P. (1958). Random Processes in Genetics. Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society.

Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.

Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A. (1994). Habitat Destruction and the Extinction Debt. Nature.

Parte IV – Networks Ecologici, Reti Trofiche e Stabilità degli Ecosistemi

May, R.M. (1972). Will a Large Complex System Be Stable? Nature.

Pimm, S.L. (1982). Food Webs. Londra: Chapman and Hall.

Allesina, S., Tang, S. (2012). Stability Criteria for Complex Ecosystems. Nature.

Bascompte, J., Jordano, P. (2007). Plant–Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.

Shannon, C.E. (1948). A Mathematical Theory of Communication. Bell System Technical Journal.

Simpson, E.H. (1949). Measurement of Diversity. Nature.

Maynard Smith, J. (1982). Evolution and the Theory of Games. Cambridge: Cambridge University Press.

Parte V – Cicli Biogeochimici, Dinamica del Carbonio e Modelli Climatici Integrati

Arrhenius, S. (1896). On the Influence of Carbonic Acid in the Air upon the Temperature of the Ground. Philosophical Magazine.

Budyko, M.I. (1969). The Effect of Solar Radiation Variations on the Climate of the Earth. Tellus.

Sellers, W.D. (1969). A Global Climatic Model Based on the Energy Balance of the Earth-Atmosphere System. Journal of Applied Meteorology.

Nordhaus, W.D. (1992). An Optimal Transition Path for Controlling Greenhouse Gases. Science.

IPCC (2021). Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contributo del Gruppo di Lavoro I al Sesto Rapporto di Valutazione dell'IPCC. Cambridge University Press.

Sabine, C.L. et al. (2004). The Oceanic Sink for Anthropogenic CO2. Science.

Parte VI – Processi Stocastici Avanzati, Teoria dell'Informazione ed Episteme Ecologica

Jaynes, E.T. (1957). Information Theory and Statistical Mechanics. Physical Review.

MacKay, D.J.C. (2003). Information Theory, Inference, and Learning Algorithms. Cambridge: Cambridge University Press.

MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A., Langtimm, C.A. (2002). Estimating Site Occupancy Rates When Detection Probabilities Are Less Than One. Ecology.

Mandelbrot, B.B. (1982). The Fractal Geometry of Nature. New York: W.H. Freeman.

Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Rubin, D.B. (2013). Bayesian Data Analysis. Boca Raton: CRC Press.

Parte VII – Sistemi Dinamici Non Lineari Avanzati e Teoria delle Biforcazioni in Ecologia

Strogatz, S.H. (1994). Nonlinear Dynamics and Chaos: With Applications to Physics, Biology, Chemistry, and Engineering. Reading, MA: Addison-Wesley.

May, R.M. (1976). Simple Mathematical Models with Very Complicated Dynamics. Nature.

Rosenzweig, M.L., MacArthur, R.H. (1963). Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions. The American Naturalist.

Allee, W.C. (1931). Animal Aggregations: A Study in General Sociology. Chicago: University of Chicago Press.

Lorenz, E.N. (1963). Deterministic Nonperiodic Flow. Journal of the Atmospheric Sciences.

Hastings, A., Powell, T. (1991). Chaos in a Three-Species Food Chain. Ecology.

Arnold, V.I. (1978). Mathematical Methods of Classical Mechanics. New York: Springer-Verlag.

Parte VIII – Equazioni Differenziali Parziali Stocastiche e Processi Spaziotemporali Aleatori

Fisher, R.A. (1937). The Wave of Advance of Advantageous Genes. Annals of Eugenics.

Kolmogorov, A., Petrovsky, I., Piskunov, N. (1937). Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière. Bulletin de l'Université d'État à Moscou.

Kardar, M., Parisi, G., Zhang, Y.C. (1986). Dynamic Scaling of Growing Interfaces. Physical Review Letters.

Tracy, C.A., Widom, H. (1994). Level-Spacing Distributions and the Airy Kernel. Communications in Mathematical Physics.

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B. (2001). Catastrophic Shifts in Ecosystems. Nature.

Scheffer, M. et al. (2009). Early-Warning Signals for Critical Transitions. Nature.

Dieckmann, U., Law, R. (1996). The Dynamical Theory of Coevolution: A Derivation from Stochastic Ecological Processes. Journal of Mathematical Biology.

Geritz, S.A.H., Kisdi, É., Meszéna, G., Metz, J.A.J. (1998). Evolutionarily Singular Strategies and the Adaptive Growth and Branching of the Evolutionary Tree. Evolutionary Ecology.

Van Valen, L. (1973). A New Evolutionary Law. Evolutionary Theory.

Hairston, N.G., Ellner, S.P., Geber, M.A., Yoshida, T., Fox, J.A. (2005). Rapid Evolution and the Convergence of Ecological and Evolutionary Time. Ecology Letters.

Lande, R. (1976). Natural Selection and Random Genetic Drift in Phenotypic Evolution. Evolution.

Thompson, J.N. (2005). The Geographic Mosaic of Coevolution. Chicago: University of Chicago Press.